



TARTU RIIKLIK ÜLIKOOI

FS-100G-1

ÖPPETABELID

I

RETSEPTSIOON

TARTU 1980

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL

Füsioloogia kateeder

FÜSIOLOOGIA ÕPPETABELID

I

RETSEPTSIOON

(loengukursuse illustratsioonid)

TARTU 1980

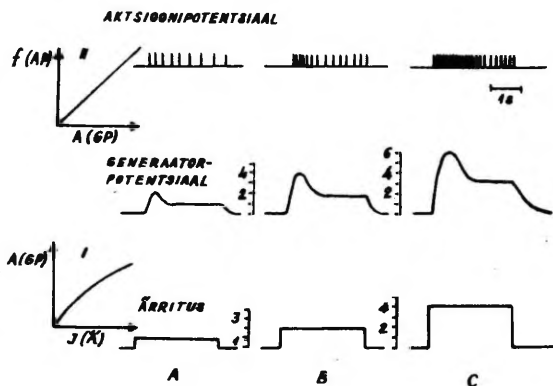
Kinnitatud arstiteaduskonna nõukogus
16. septembril 1980

Koostanud ja kujundanud E. Vasar

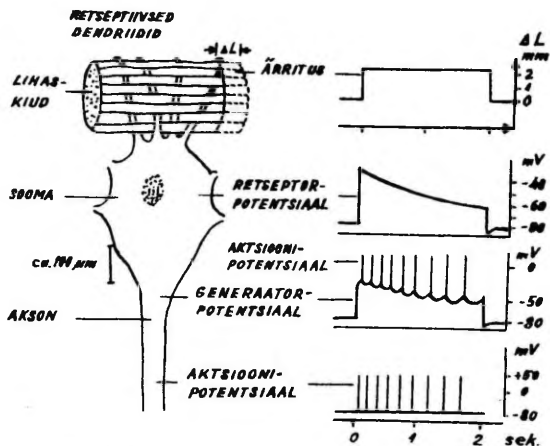
RESEPTSIONI ÜLDISED ALUSED

Joonis 1. Ärrituse transformatsioon erutuseks. A, B, C - erineva tugevusega ärritused. I - iseloomustab generaatorpotentsiaali amplituudi sõltuvust ärrituse tugevusest: ordinaadil generaatorpotentsiaali amplituud - $A(GP)$, abstsissil ärrituse tugevus - $I(\bar{A})$. II - iseloomustab aktsioonipotentsiaali sageduse sõltuvust generaatorpotentsiaali amplituudist: ordinaadil aktsioonipotentsiaali sagedus - $f(AP)$, abstsissil generaatorpotentsiaali amplituud - $A(GP)$.

Joonis 2. Venitusretseptori elektrofüsioloogiline uurimine. Ärritamisel (lihase pikkuse muutumisel ΔL võrra) on võimalik mikroelektroodi abil registreerida rakukehas retseptorpotentsiaal, mis vallandub retseptiivsetes dendriitides. Retseptorpotentsiaali kestus on võrdne ärrituse kestusega. Retseptorpotentsiaal levib elektrotooniliselt aksoni algsegmenti, kus depolarisatsiooniläve ületamisel vallanduvad kesknärvisüsteemi suunas levivad aktsioonipotentsiaalid. Retseptorpotentsiaal toimib aksoni algsegmenti nagu elektriline ärritus, mistõttu seda nimetatakse ka generaatorpotentsiaaliks.

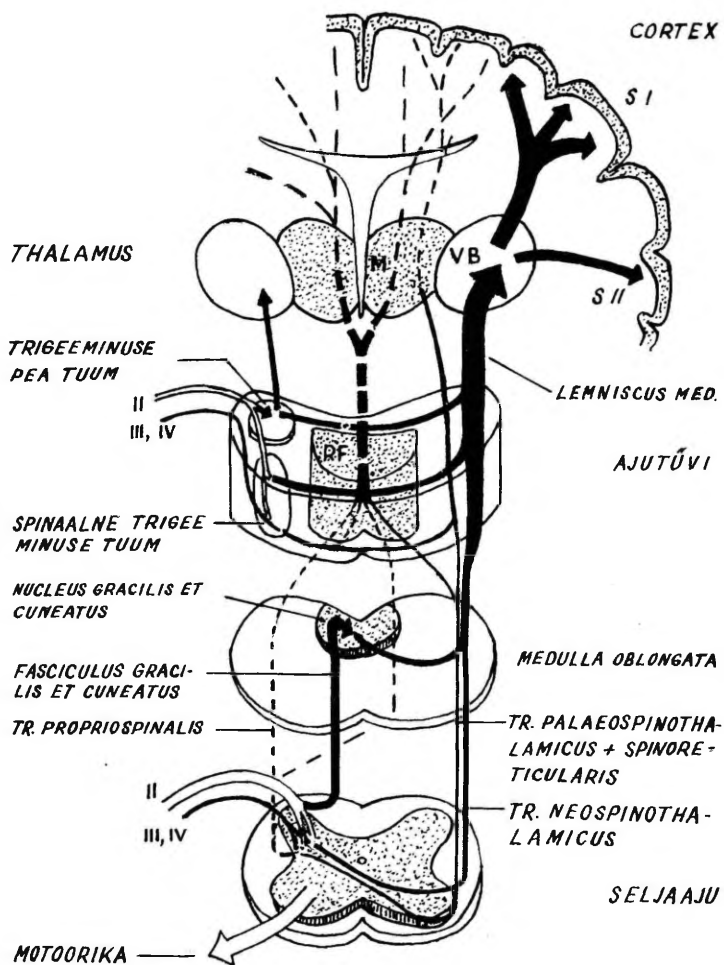


Joonis 1.



Joonis 2.

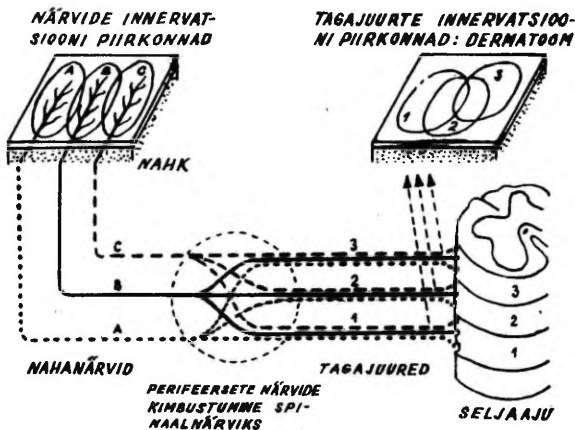
Joonis 3. Somatosensoorse süsteemi skeem. RF - ajutüve retikulaarformatsioon; VB - taalamuse ventrobasaalne tuum; M - taalamuse mediaalsed ja intralaminaarsed tuumad (mitte-spetsiifilised); S I ja S II - esimene ja teine somatosensoorne projektsiooniväli suuraju koores; II, III, IV - II, III ja IV rühma aferendid nahast ja siseelundeist. Tuumad nooled sümboliseerivad lemniskussüsteemi somatotopiat.



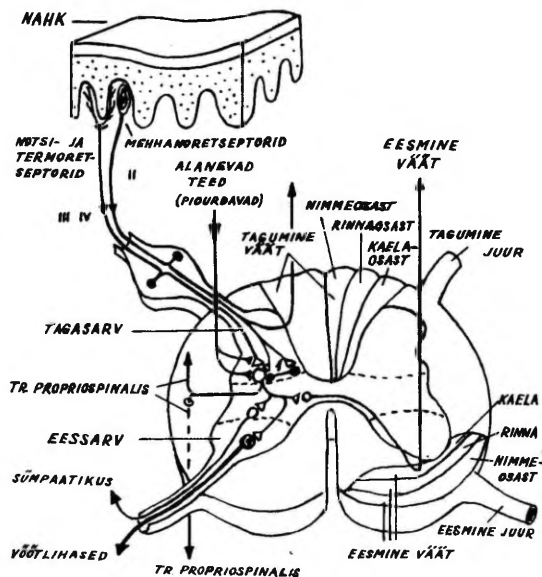
Joonis 3.

Joonis 4. Nahanärvide innervatsiooni piirkonnad ja seljaaju tagajuured. Nahanärvi harude innervatsiooni alad on teravalt piiritletud, mistõttu ülekattumine on vähe väljendunud. Perifeersete närvide kimbustumisel spinaalnärvideks pole tagajuurte innervatsiooni piirkonnad teravalt piiritletud ja esineb märgatav ülekattumine.

Joonis 5. Nahaafereentide lülitused seljaajus. Tagajuurte kaudu sisenevad aferendid ühinevad sünapside vahendusel tagasarve neuronitega, kust erutus suunatakse nii spinaalsetesse väljunditesse (sümpaatilised eferendid, lihaste eferendid) kui ka ülenevatesse juhteteesse. Esmine väärt kulgeb ajutüve ja taalamusse. II rühma aferentide kollateraaliid ülenevad seljaaju valges aines otseselt piklikku ajju (tagumine väärt). Tagasarve neuronile antakse edasi pildurdavaid mõjustusi alanevate juhteteede ja spinaalse pildurdava interneuroni (1) kaudu. Skeemi paremal pool on toodud ülenevate juhteteede topograafiline kihilisus seljaaju kaelapiirkonnas.



Joonis 4.

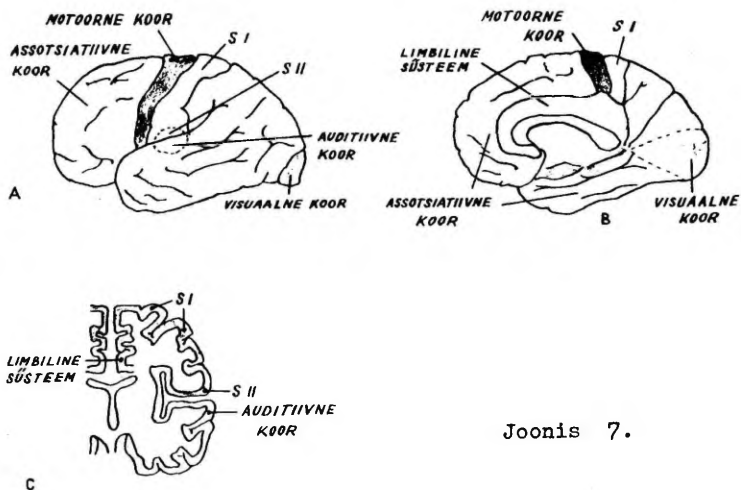
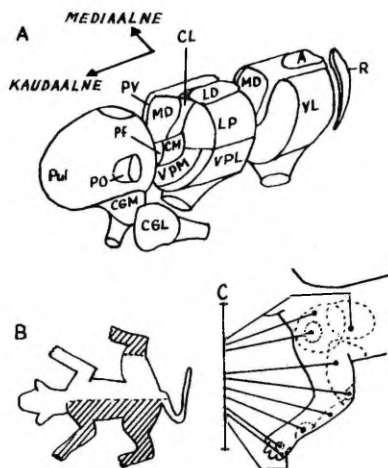


Joonis 5.

Joonis 6. (A) Parempoolse taalamuse skeem. Tuumade lühendid: A - nucleus anterior; CGL et CGM - corpus geniculatum laterale et mediale; CM - centrum medianum; CL - nucleus centralis lateralis; LD - nucleus lateralis dorsalis; LP - nucleus lateralis posterior; MD - nucleus medialis dorsalis; Pf - nucleus parafascicularis; PO - nucleus posterior; Pul - pulvinar; PV - nucleus paraventricularis; R - nucleus reticularis; VL - nucleus ventralis lateralis; VPL - nucleus ventralis posterolateralis; VPM - nucleus ventralis posteromedialis. Spetsiifilised tuumad: VPM, VPL, CGM ja CGL. Mittespetsiifilised tuumad: R, A, MD, CL, PV, Pf, CM ja PO. Motoorne tuum: VL. Assotsiatiivsed tuumad: LD, LP ja Pul. (B) Nucleus posterior'i ühe neuroni retseptiivne väli (viirutatud) kassi paremas taalamuses. (C) 10 neuroni asukoht kassi parema taalamuse nucleus ventralis posterolateralis'es ja nendele vastavad retseptiivsed väljad nahal (kindlaks tehtud mikroelektroodide abil).

Joonis 7. Suuraju koore primaarsed sensoorsed projektsiooniväljad. A - vasak hemisfäär külgsaates; B - parema hemisfääri mediaalne pind; C - vasak hemisfäär frontaallõikes gyrus postcentralis'e kõrgusel. S I, S II - somatosensoorsed projektsiooniväljad.

Joonis 6.



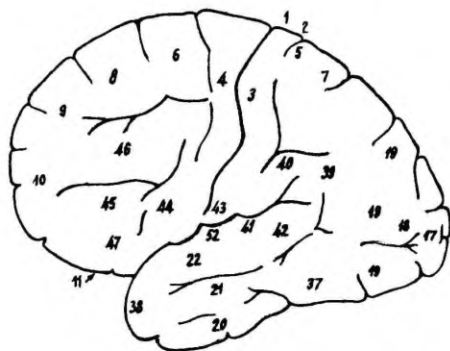
Joonis 7.

Joonis 8. I somatosensoorse projektsioonivälja somatotoopia. Inimese kehapiirkondade projektsioonitsoonid gyrus postcentralis'es, mis on kindlaks tehtud suuraju koore lookaalse elektrilise ärritusega ärkvel oleval patsiendil.

Joonis 9. Esilekutsutud ehk reaktiivpotentsiaal I somatosensoorse projektsioonivälja piirkonna naha paikselt elektrilisel ärritamisel.

Joonis 10. (A-C) Sensorsete aferentide eferentne kontroll. (A) - spetsiifilise taalamokortikaalse juhtimise puhul tekib suuraju koorest lähtuv pre- või postsünaptiline pidurdus kesknärvisüsteemi kõigil tasanditel (1, 2, 3). Ka suuraju koore siseselt on võimalik mõjustada kortikofugaalset regulatsiooni aferentide kaudu (tähistatud punktiiriga). 4 - annab võimaluse retseptorite eferentseks regulatsiooniks mootorika kaudu (näiteks lihaskävi kontroll gamma-eferentide kaudu, kompimis- ja okulomotoorika): (B) - kesknärvisüsteemi neuroni retseptiivse välja suurst on võimalik reguleerida pidurduse abil (üleval). Tugeva pidurduse korral aferendid ei eruta neuroni ääre piirkondi (ühekordselt viirutatud ala), kuna siin on vähem sünaptilisi kontakte (a, c alumisel joonisel) kui aferentidel välja keskel (kahekordselt viirutatud ala, b). (C) - eri retseptori tüüpidest pärinevate aferentide konvergeerimisel võivad aferendid a ja b selektiivse pidurduse tagajärjel muuta neuroni modaalust.

Joonis 11. Inimese suuraju koore tsütoarhitektooniliste väljade skeem Brodmanni järgi.



Joonis 11.

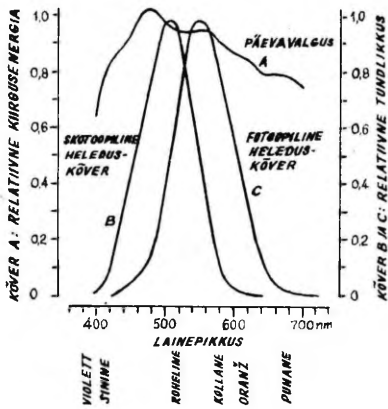
ANALÜSAATORITE ERIFÜSIOLOOGIA

NÄGEMISANALÜSAATOR

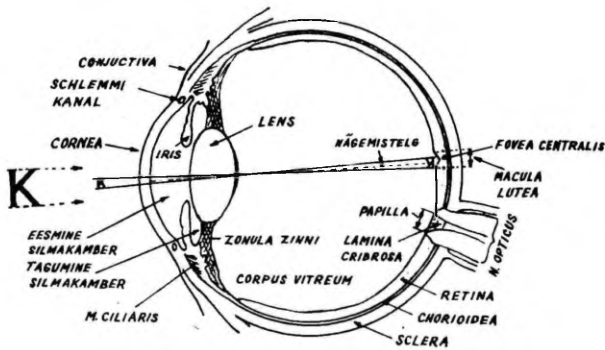
Joonis 12. Päevavalguse spekter (A) ja inimese inimese nägemissüsteemi spektraalne tundlikkus (kõverad B ja C).

Joonis 13. Horisontaalne lõige paremast silmast.

Joonis 12.

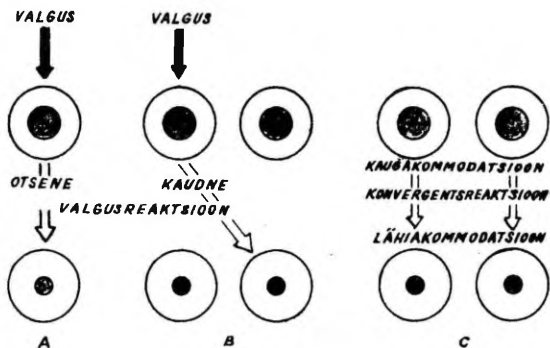


Joonis 13.

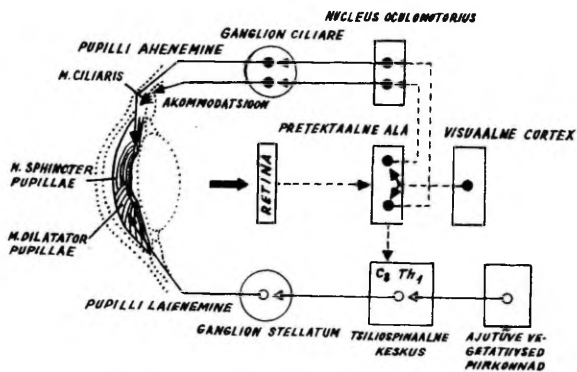


Joonis 14. Pupillireaktsioonide **skeem**. Tumeda noolega on tähistatud ühe silma valgustamine.

Joonis 15. Vikerkesta lihaste ja ripslihase innervatsiooni skeem. Sümpaatilised eferentsed neuronid on heledad ja parasümpaatilised tumedad. C_8 - seljaaju kaela osa 8. segment, Th_1 - seljaaju rinna osa 1. segment.



Joonis 14.



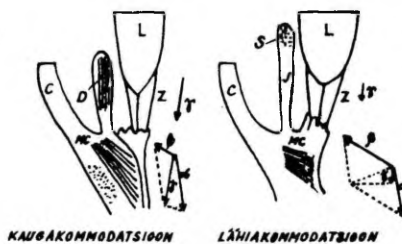
Joonis 15.

Joonis 16. Ripslihase ehk musculus ciliaris'e talitluse skeem. Kui ripslihas (MC) kontrakheerub, siis zonula Zinnii (Z) elastsuspinge väheneb ja lääts (L) kumerus suureneb lääts elastsuse tõttu (lähiakommodatsioon). Ripslihase toonuse või pinge vähenemisel toimub soonkesta (chorioida) elastsuspinge ülekandmine zonula Zinnii vahendusel läätsel, mis põhjustab läätselamenemise (kaugakommodatsioon). Vektordiagrammil kujutab α soonkesta elastsed tõmmet, β - ripslihase poolt arendatavat jõukomponenti ja γ - resultantvektorit zonula Zinnii kiudude suunas. Ka pupilli suurus muutub akommodatsioonil: lähiakommodatsioonil pupill aheneb m.sphincter pupillae (S) kontraktsiooni tõttu, kaugakommodatsioonil pupill laieneb m.dilatator pupillae (D) kontraktsiooni tõttu. I - iris; C - cornea.

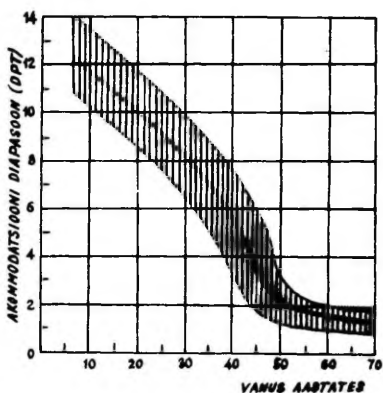
Joonis 17. Akommodatsiooni diapasoon sõltuvalt eest. Diagrammil on toodud aritmeetilised keskmised koos standardhälvega.

Joonis 18. Müopia (lühinägevus) ja selle korrektsioon nõgusläätsel.

Joonis 19. Hüperopia (kaugnägevus) ja selle korrektsioon kumerläätsel.

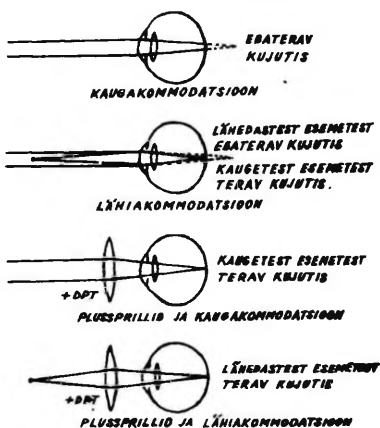
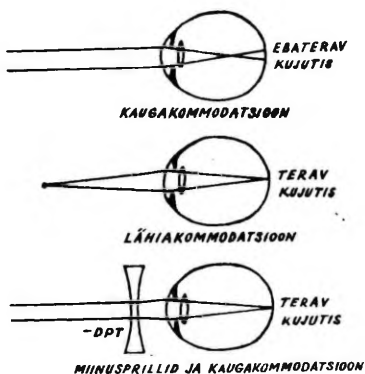


Joonis 16.



Joonis 17.

Joonis 18.



Joonis 19.

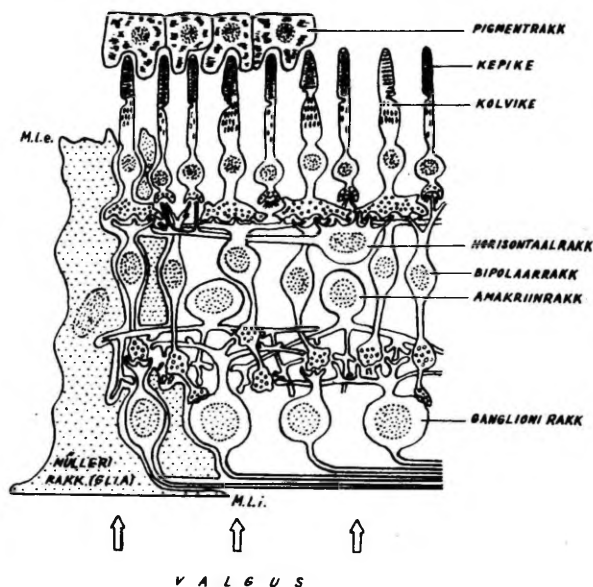
Joonis 20. Valguskiirte käigu skeem silmapõhja vaatlemise
peegelseadeldises.

Joonis 21. Silmapõhi vaadelduna silmapeegli. P - papil-
la nervi optici; A - arteria centralis retinae; V - venae
centrales retinae; F - fovea centralis.

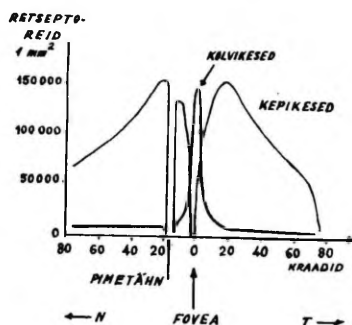
Joonis 22. Silma võrkkesta ehituse skeem. M.l.e. - membrana limitans externa; M.l.i. - membrana limitans interna.

Joonis 23. Kolvikeste ja kepikeste jaotus (tihedus) võrkkesta erinevates piirkondades. Ordinaadil - retseptorite hulk 1 mm² võrkkesta pinna kohta; abstsissil - kaugus fovea centralis'est temporaalses ja nasaalses suunas nurgakraadides.

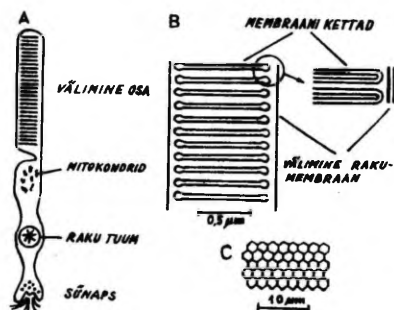
Joonis 24. (A) Fotoretseptori ehituse skeem. (B) - membraanikettakeste paigutus kepikese välimises osas; membraanikettakestesse on sisestatud nägemispigment. (C) Läbilõike fovea centralis'e piirkonna retseptorite kihist. Ristlõikes moodustavad kolvikeste välimised osad korrapärase mosaikstruktuuri.



Joonis 22.



Joonis 23.



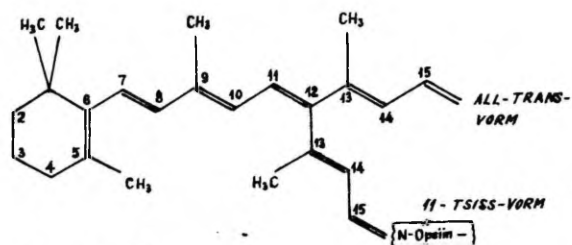
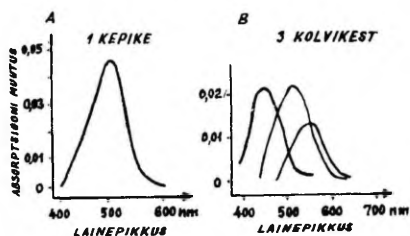
Joonis 24.

Joonis 25. Võrkkesta üksikute retseptorite spektraalse absorptsiooni määramine mikrospektrofotomeetriliselt. Spektraalse absorptsiooni järgi võib eristada 3 tüüpi kolvikesi.

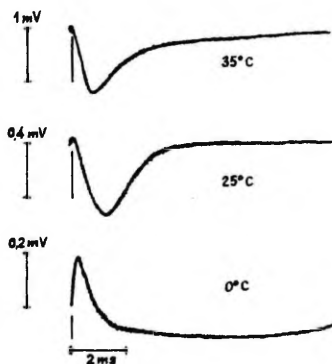
Joonis 26. 11-tsiss-retinaali struktuurvalem ja selle muutumine (all-trans-vormiks) transduktsiooniprotsessi algstaadiumis.

Joonis 27. Primaarne retseptorpotentsiaal (registreeritud erinevate temperatuuride juures).

Joonis 25.



Joonis 26.

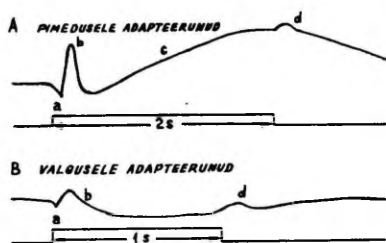


Joonis 27.

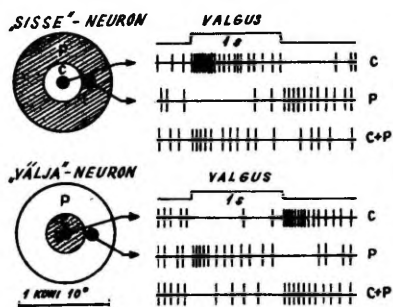
Joonis 28. Inimese silma võrkkesta elektroretinogramm. A - pimedusega adapteerunud silma puhul; B - valgusega adapteerunud silma korral. a - tekib retseptorpotentsiaalide summeerumise tagajärjel; b - tekib gliarakkude potentsiaali muutustest; c - on tingitud pigmentepiteelirakkude potentsiaali muutustest valguse sisselülitamisel; d - kujutab endast fotoretseptorite ja bipolaarsete rakkude membraanipotentsiaalide muutusi valguse väljalülitamisel.

Joonis 29. Võrkkesta ganglionirakkude retseptiivse välja funktsionaalne organisatsioon. Retseptiivse välja analüüsiks projitseeritakse valguspunktid (joonisel mustad) kas retseptiivse välja tsentrisse (C) või perifeeriasse (P). Valgusärritus põhjustab „sisse”- ja „välja”-neuronites erinevaid reaktsioone. Retseptiivse välja mõlema ala (C + P) samaaegsel valgustamisel summeeruvad retseptiivse välja tsentrist ja perifeeriast vallandunud erutus- ja pidurdusprotsessid, kusjuures mõningane ülekaal jääb tsentri reaktsioonile.

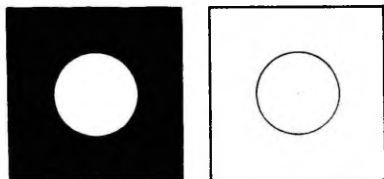
Joonis 30. Visuaalne simultaankontrast.



Joonis 28.



Joonis 29.

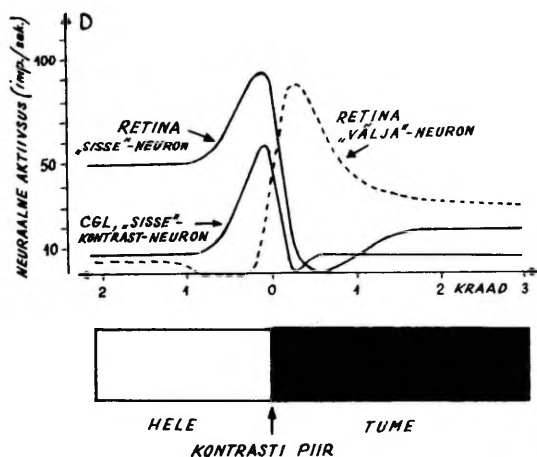
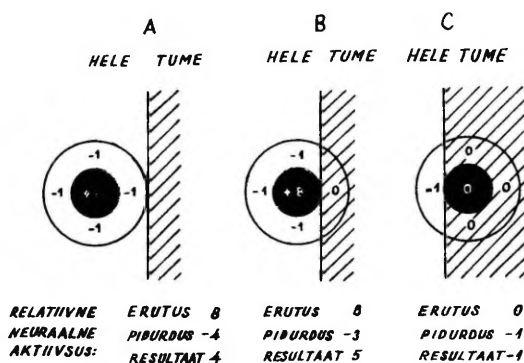


Ruutude keskel asuvad rin-
gid varjutada tavalise
pliiatsiga ühtlaselt hal-
liks.

Joonis 30.

Joonis 31. Simultaankontrasti tekkimise skeem. (A-C) - „sisse“-neuroni aktivatsioon sõltub heleda-tumeda piiri paigutusest retseptiivses väljas. Maksimaalne aktivatsioon toimub B korral, kui heleda-tumeda piir langeb kokku retseptiivse välja tsentri ja perifeeria vahetuskohaga. Arvud tähistavad neuraalseid suhtelisi aktiivsusi.

(D) - visuaalse neuroni aktivatsiooni sõltuvus heleda-tumeda piiri paigutusest retseptiivses väljas (abstsissil), ordinaadil - neuraalne aktiivsus impulssi/sekundis (imp./sek.). Andmed on esitatud retina „sisse“- ja „välja“-neuroni ning corpus geniculatum laterale (CGL) „sisse“-kontrast-neuroni kohta.



Joonis 31.

Joonis 32. Retina ganglioniraku retseptiivse välja funktsionaalse organisatsiooni sõltuvus silma adaptatsiooni seisundist. Retseptiivse välja tsenter on suhteliselt seda väiksem, mida heledama valgusega on adapteerunud silm. Pimedusega adaptatsiooni puhul ei esine retseptiivse välja antagonistlikku organisatsiooni. Valgusärritus põhjustab kogu retseptiivse välja erutuse.

Joonis 33. Illustratsioon järelpildi saamiseks. Fikseerida vaade 30 sekundi vältel paremal asuva geomeetrilise kujutise keskele (valge punkt) ja seejärel vaadata vasakul oleva ringi keskele (must punkt), kus nähakse paremal asuva figuuri negatiivset järelpilti.

Joonis 34. Inimese aju nägemisteede skeem. Paremal pool on skeemil toodud lisaks eferentsed seosed visuaalse suuraju koore ja subkortikaalsete struktuuride vahel. Vasema ja parema hemisfääri visuaalne korteks on omavahel seotud neuronite aksonitega, mis kulgevad läbi corpus callosum'i. 17, 18. - väljad Brodmanni järgi, kus paikneb nägemisanaliisaatori kortikaalne esindus. Võrkkesta nasaalselt poolelt pärinevad nägemisnärvi kiud ristuvad ajupõhimikul chiasma opticum'is, suundudes vastaspoolsesse hemisfääri.

ADAPTATSIOON
PIMEDUSELE

ADAPTATSIOON
VALGUSELE



A



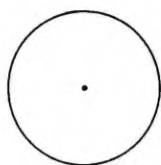
B



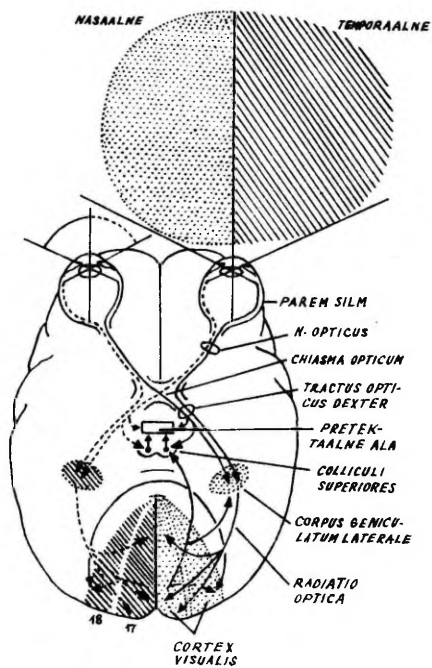
C

VALIA-
PERIFEEERIA
SISSE-
TSEETER

Joonis 32.



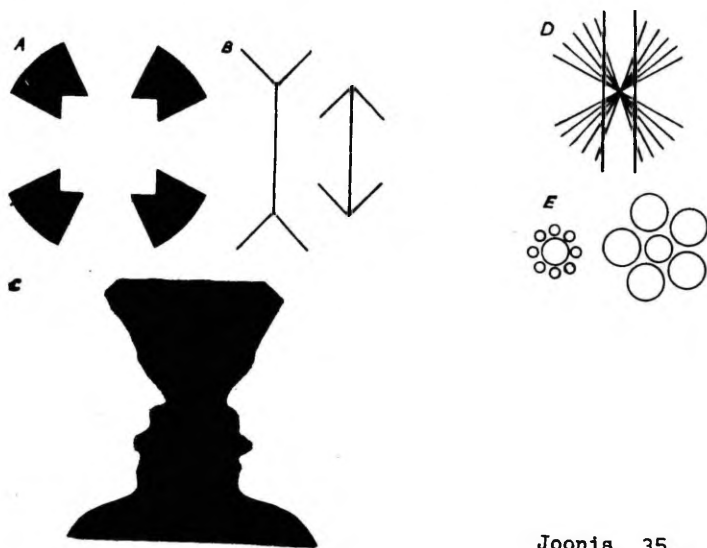
Joonis 33.



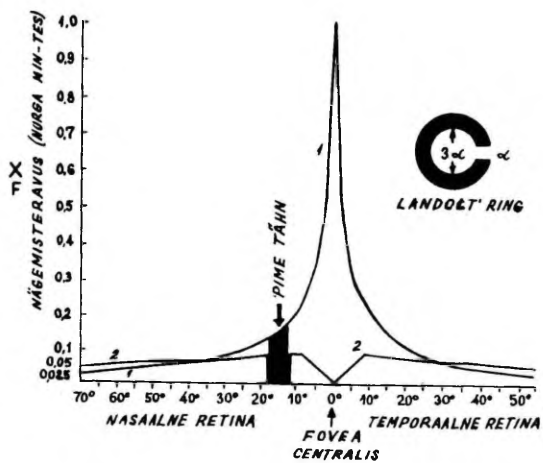
Joonis 34.

Joonis 35. Nägemisillusioonid. A - näide visuaalse kujutise täienduse kohta (neli fragmenti annavad valge ruudu mustal taustal). B - Müller-Lyeri illusioon: vertikaalsed sirged on tegelikult ühepikkused. C - näidis kujutise fooni vaheldumise demonstreerimiseks. Vastavalt fooni valikule võib näha kas musta karika kujutist valgel taustal või kahte naerivat profiili mustal foonil (varipildi negatiiv). D - kõveratena näivad vertikaalsirged on tegelikult paralleelsed (võib kontrollida mõõtlauaga). E - mõlema kujutise keskel asuvad ringid on ühesuurused.

Joonis 36. Nägemisteravuse (ordinaadil) sõltuvus kohast nägemisväljas (abstsissil). 1 - fotoopilise nägemise kõver; 2 - skotoopilise nägemise kõver. Landolt' ring nägemisteravuse määramiseks. Landolt' ringi abil on võimalik kindlaks teha pimetähni olemasolu. Selleks vaadata 30 cm kauguselt parema silmaga skeemil olevat risti (F), vasak silm on samaaegselt suletud. Antud kaugusel langeb Landolt' ringi kujutis pimetähnile (nägemisnärvi väljumise kohta) ja see pole enam nähtav.



Joonis 35.

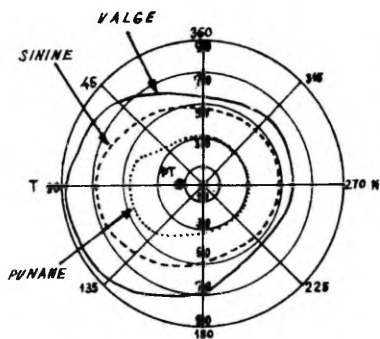


Joonis 36.

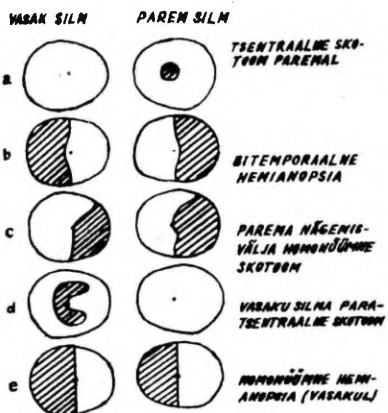
Joonis 37. Normaalne nägemisväli valgele, sinisele ja punasele värvusele. PT -pimetähn. Nägemisvälja määramisel fikseerida vaade ringi keskele. Kaugus fikatsioonipunktist antakse kraadides. T - nägemisvälja temporaalne pool; N - nägemisvälja nasaalne pool.

Joonis 38. Nägemisvälja tüüpilised defektid. Häirete võimalikud lokalisatsioonid: a - parem retina (fovea centralis) või parem n. opticus; b - chiasma opticum; c - tractus opticus sinister või vasempoolne tsentraalne nägemissüsteem; d - vasak retina või n. opticus sinister; e - tractus opticus dexter või parempoolne tsentraalne nägemissüsteem.

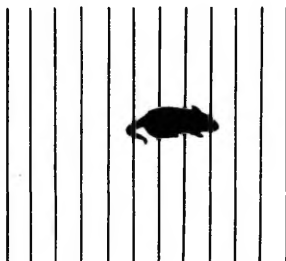
Joonis 39. Näidis pimetähni kindlaks tegemiseks. Vasak silm sulgeda, parema silmaga fikseerida skeemil olevad riskesed ning muuta vaatekaugust seni kuni hall ring või hiire must siluett kaob vaateväljast. Viimasel juhul on aga täiendefekti tõttu näha hiire silueti kohal vertikaaljooned.



Joonis 37.



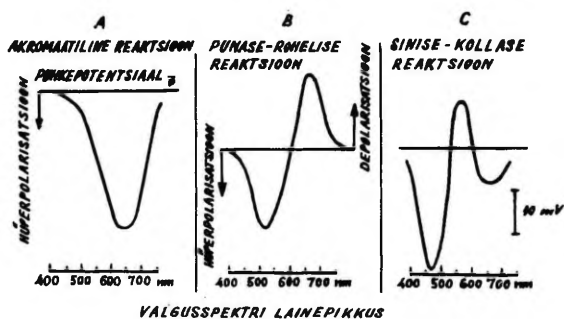
Joonis 38.



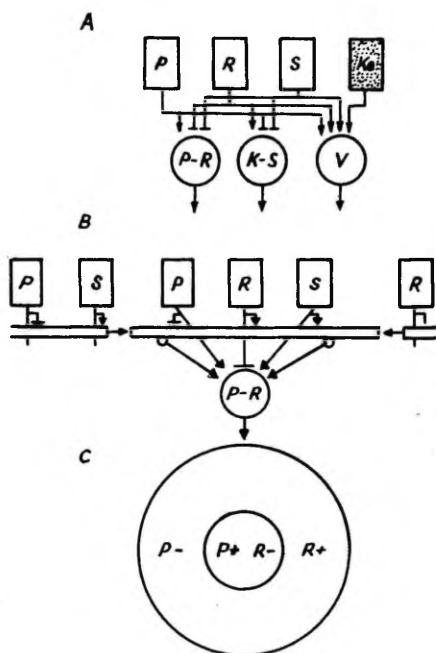
Joonis 39.

Joonis 40. Võrkkesta kolme erineva horisontaalraku membraanipotentsiaali sõltuvus monokromaatilise valgusärrituse lainepikkusest (abstsissil), mida aeglaselt muudetakse. A - horisontaalrakk, mis reageerib hüperpolarisatsiooniga kogu spektri ulatuses. B - punase-rohelise horisontaalrakk; roheline valgus põhjustab hüperpolarisatsiooni, punane depolarisatsiooni. C - kollase-sinise horisontaalrakk; sinine valgus põhjustab hüperpolarisatsiooni, kollane depolarisatsiooni.

Joonis 41. A - kolmest eri tüüpi kolvikestest saabuvate signaalide ümberlülitus bipolaarrakkudele, kus tekib vastavalt vastuvärvi teooriale punase-rohelise (P-R), kollase-sinise (K-S) või akromaatiline (V) vastus. B - värvus-spetsiifilise antagonismi tekkimine võrkkesta ühe punase-rohelise neuroni retseptiivse välja tsentri ja perifeeria vahel. Skeemidel A ja B on hüperpolariseerivad kontaktid (sünapsid) tähistatud horisontaaljalakesega (\perp) ja depolariseerivad sünapsid noolekestega (\downarrow). P - punase retseptor (kolvike), R - rohelise retseptor (kolvike), S - sinise retseptor (kolvike); Ke - kepike; P-R, K-S, V - horisontaalrakud. C - retina või corpus geniculatum laterale ühe neuroni värvusspetsiifiliselt organiseeritud retseptiivne väli. Retseptiivse välja tsentri (R^+G^-) aktiveerimine punase ja pidurdamine rohelise valgusärritusega; **retseptiivse** välja perifeeria (R^-G^+) pidurdamine punase ja erutus rohelise valgusärritusega.



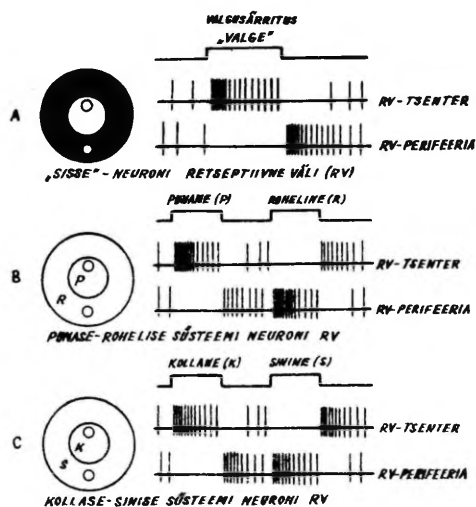
Joonis 40.



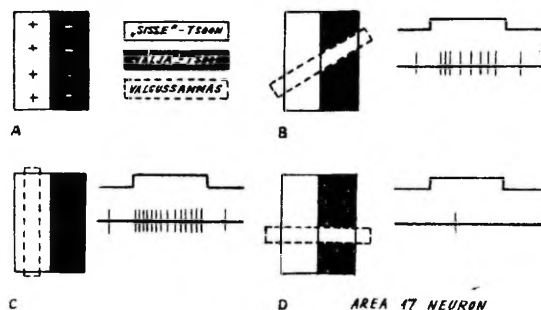
Joonis 41.

Joonis 42. Ganglionirakkude kihi ja corpus geniculatum laterale kolme retseptiivse välja ruumiline organisatsioon. A - valge-musta süsteemi neuron; B - punase-rohelise süsteemi neuron; C - kollase-sinise süsteemi neuron. Värvus-spetsiifilise retseptiivse välja (B, C) tsenter ja perifeeria on antagonistliku organisatsiooniga. Heledate ringikes-tega on tähistatud retseptiivse välja tsentri ja perifeeria valgustamine.

Joonis 43. Primaarse visuaalse korteksi närviraku lihtsa retseptiivse välja organisatsioon, kus „sisse“- ja „välja“-tsoonid on paralleelse paigutusega. Kogu retseptiivse välja difuusne valgustamine (D) muudab väga vähe neuroni spon-taanaktiivsust. Projitseerub aga valgussammas „sisse“-tsoonile, on neuroni aktivatsioon maksimaalne.



Joonis 42.

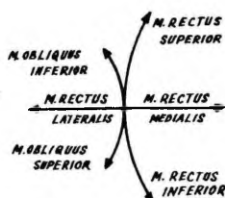


Joonis 43.

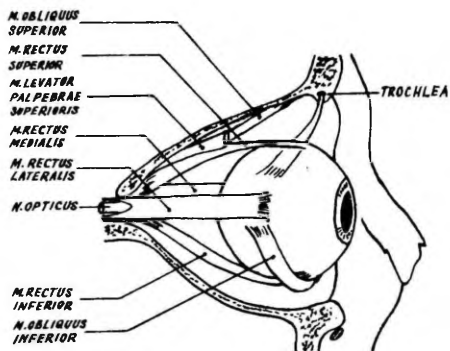
Joonis 44. Silma välimiste lihaste funktsioonid.

Joonis 45. Silma välimiste lihaste ja silmamuna paigutus silmakoopas.

Joonis 46. Subkortikaalsed keskused ja nende osa vaate-
mootorika regulatsioonis.

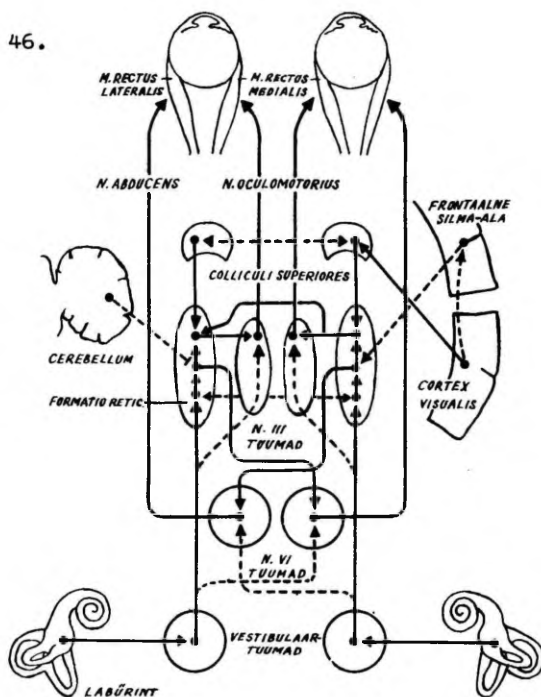


Joonis 44.



Joonis 45.

Joonis 46.

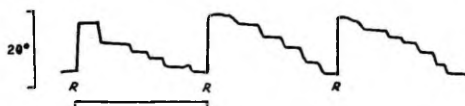
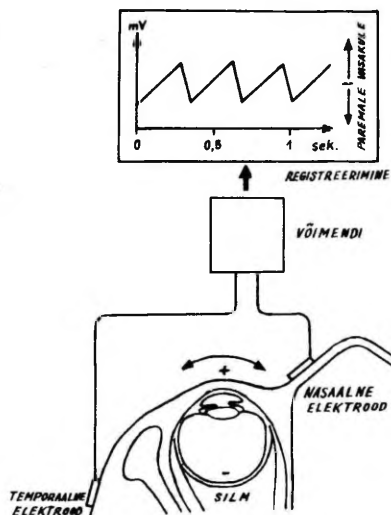


Joonis 47. Elektroodide asetus elektrookulograafia puhul ja optokineetilise nüstagmi registreerimine.

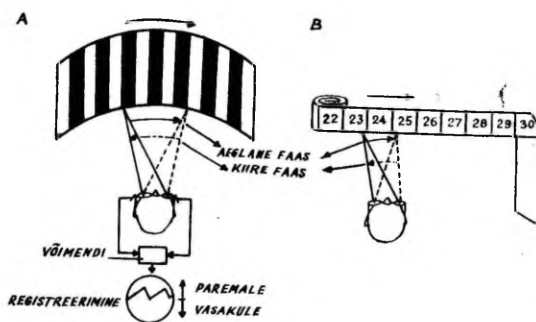
Joonis 48. Silma liigutused kolme rea lugemisel raamatust. Silma liigutus paremale põhjustab elektrookulogrammil väljalöögi alla, vasakule aga väljalöögi üles. Lugemisel toimuvad silmade liigutused sakaadidena, kusjuures sakaadide vahel on lühikesed fikatsiooniperioodid. R - tähistab rea vahetust, s.o. silmade suunamist rea algusse.

Joonis 49. Optokineetilise nüstagmi esilekutsumise skeem. A - horisontaalselt liikuvad valge-must triibud kui ärritumuster. B - horisontaalselt liikuv mõõtlint kui ärritumuster.

Joonis 47.



Joonis 48.

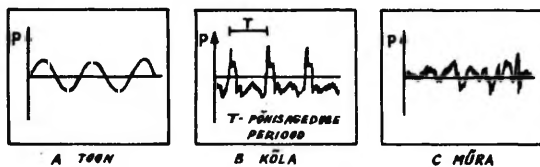


Joonis 49.

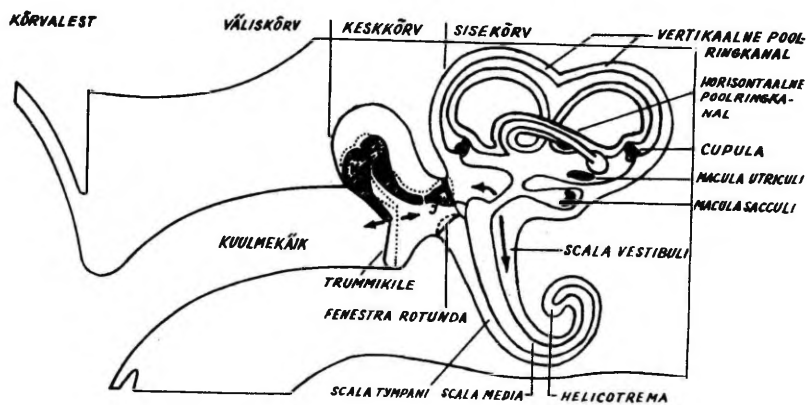
KUULMISANALÜSAATOR

Joonis 50. Helirõhu kõverad tooni (A), kõla (B) ja müra (C) puhul.

Joonis 51. Välis-, kesk- ja sisekõrva ehituse skeem. V - vasar, A - alasi, J - jalus. Punktiirjoonega on tähistatud kuulekile ja kuulmeluukeste võnkumise piirid.



Joonis 50.

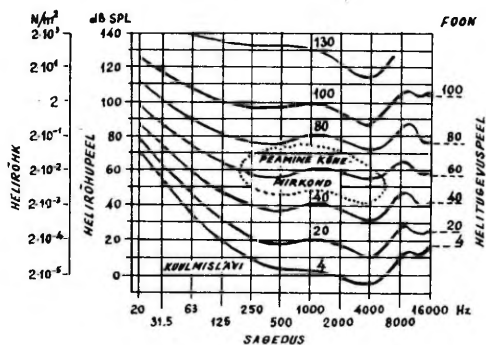
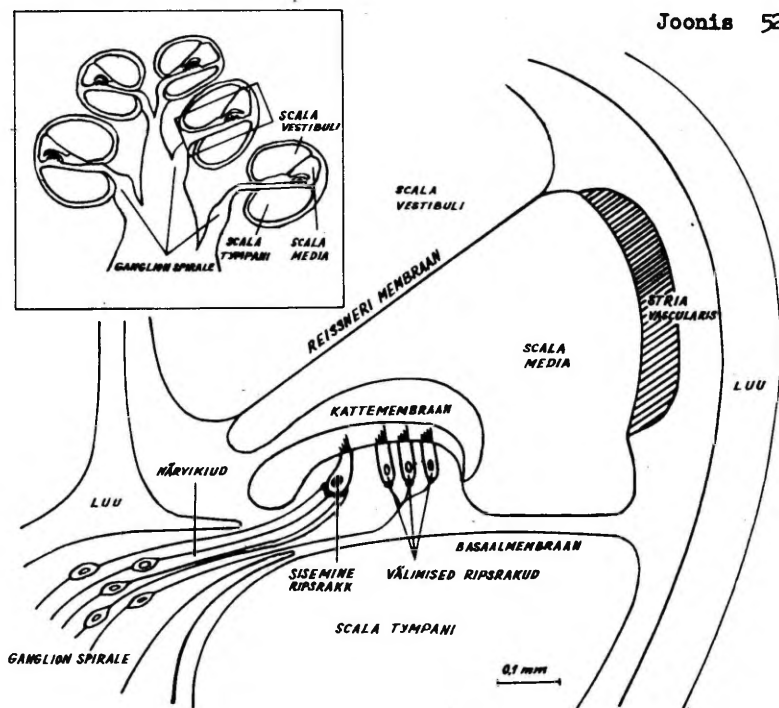


Joonis 51.

Joonis 52. Läbilõige teo käigust.

Joonis 53. Helitugevuse isopeelide kõverad. Ordinaadil on vasakul toodud helirõhu skaala kõrval helirõhupeel detsibellides (dB), paremal on antud helitugevuspeel foonides. Abstsissil on antud heli sagedus hertsides (Hz). SPL - sound pressure level (heli rõhu tase). Punktiiriga on tähistatud peamine kõnepiirkond.

Joonis 52.

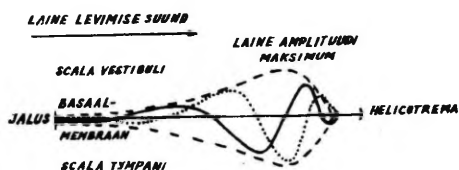


Joonis 53.

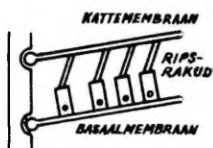
Joonis 54. Lainete levimise skeem nn. endolümfi voolikus jalusest kuni helicoptrema'ni.

Joonis 55. A - ruumiline ettekujutus endolümfi võnkumisest. B - ripsmete paindumine (kõrvale kaldumine) basaalmembraani võnkumisel.

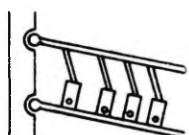
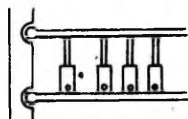
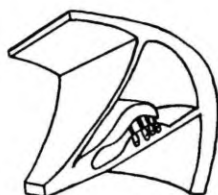
Joonis 56. Basaalmembraani võngete ulatused mitmesuguse sagedusega toonide puhul.



Joonis 54.



Joonis 55.

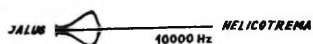
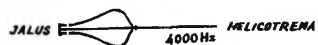
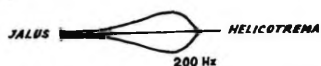


ENDOLÜMFIVOLLIKU VÕNKUMINE

A

RIPSENETE PAINDUMINE

B



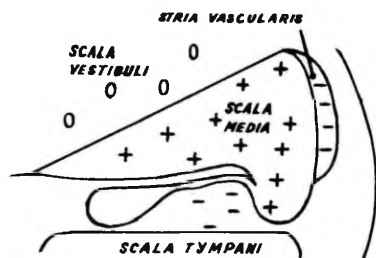
Joonis 56.

Joonis 57. Corti elundi püsipotentsiaali skeem.

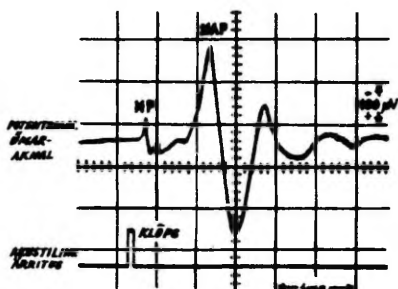
Joonis 58. Ümaraknalt registreeritud mikrofonpotentsiaal (MP) ja n. acusticus'e summaarne aktsioonipotentsiaal (NAP) akustilise ärrituse (klõpsu) puhul.

Joonis 59. Kuulmisnärvi kahe aferentse kiu häälestuskõver neile iseloomulikele sagedustele (IS).

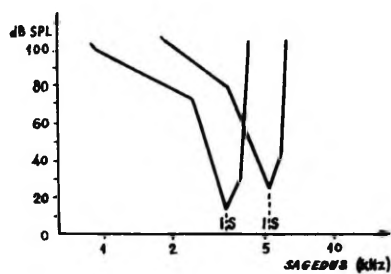
Joonis 60. Ühte kõrva heli saabumise ajalise erinevuse arvutamine ruumilise kuulmise puhul. Tee erinevus $\Delta s = d \cdot \sin \alpha$. Nurk α näitab, missuguse nurga all asub heliallikas kõrvade suhtes, d - kõrvadevaheline kaugus. Heli hilinemise aeg teise kõrva $\Delta t = \Delta s : c$, kusjuures c on heli levimise kiirus õhus.



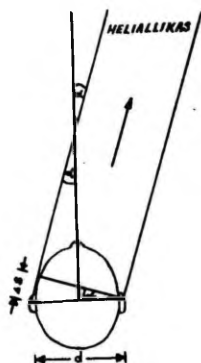
Joonis 57.



Joonis 58.



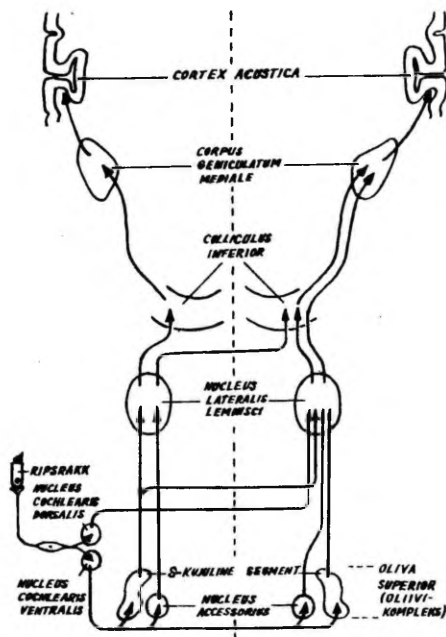
Joonis 59.



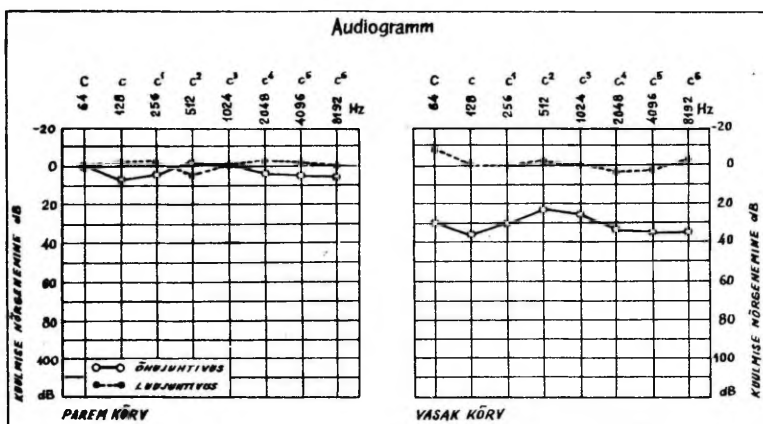
Joonis 60.

Joonis 61. Kuulmisteede skeem.

Joonis 62. Patsiendi audiogramm, kellel esineb vasakul poolel heli õhujuhtivuse häire.



Joonis 61.

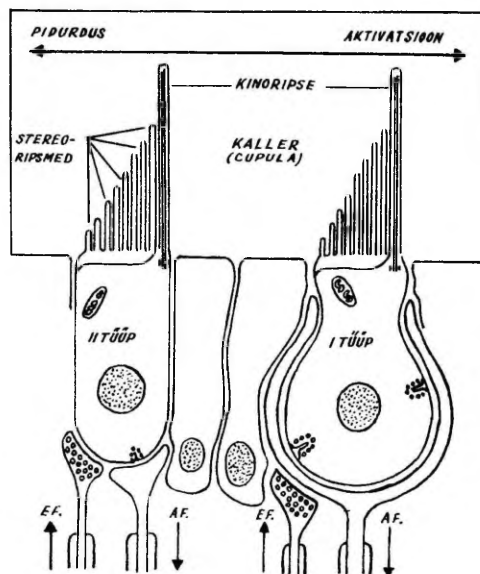
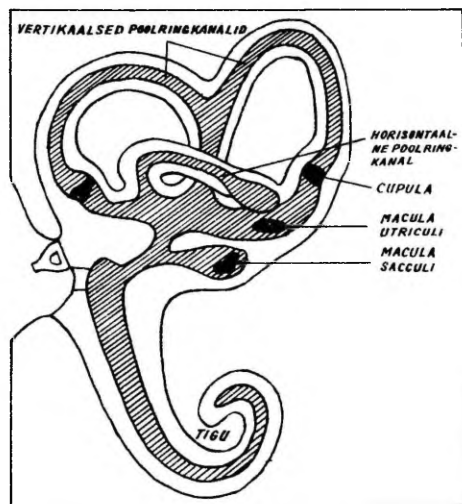


Joonis 62.

Joonis 63. Vestibulaarse labürindi skeem. Endolümfiga täidetud süsteemi osa on varjutatud.

Joonis 64. Vestibulaaraparaadi retseptorirakkude skeem koos nende juurde kuuluvate närvikiududega. AF - aferentne närvikiud; EF - eferentne närvikiud. Stereoriipsmete kimbu kaldumine kinoriipisme suunas põhjustab aferentses närvikius aktsioonipotentsiaalide sagenemise, kinoriipsmest eemale kaldumine aga aktsioonipotentsiaalide harvenemise.

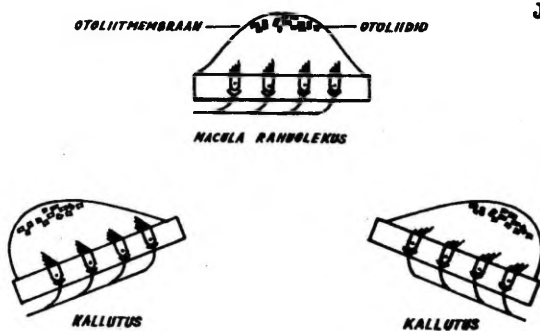
Joonis 63.



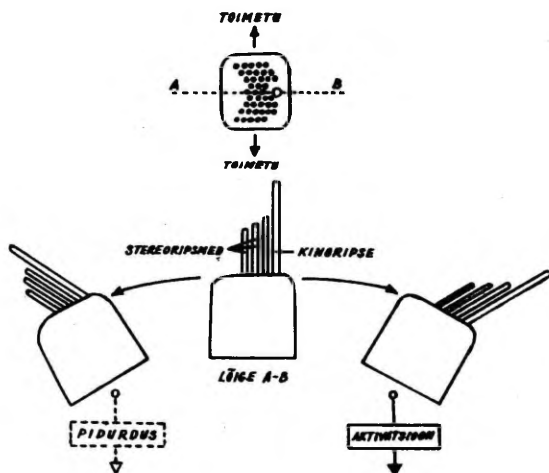
Joonis 64.

Joonis 65. Otoliitmembraani ja ripsmete ~~asend~~ adekvaatse ärrituse (kallutuse) puhul.

Joonis 66. Ripsraku aktivatsioon ja pidurdus sõltuvalt stereoripsmete kaldumise suunast.



Joonis 65.

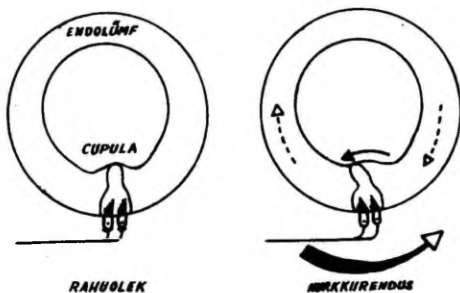


Joonis 66.

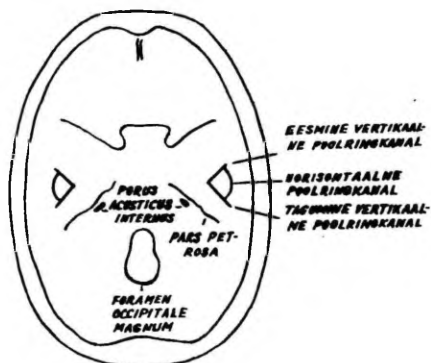
Joonis 67. Poolringkanali skeem. Ampulaarses osas paikneb cupula, mis sisaldab retseptorirakke. Vasakul cupula rahulekus ja paremal nurkkiirenduse puhu.

Joonis 68. Poolringkanalite paigutuse skeem koljus pealtvaates.

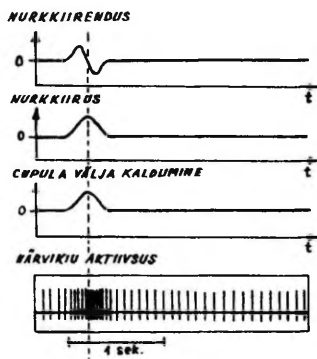
Joonis 69. Cupula reaktsioon ja aferentse närvikiu bioelektriline aktiivsus lühiaegse pöördliigutuse puhul (näiteks pea kallutamine).



Joonis 67.



Joonis 68.



Joonis 69.

Joonis 70. Cupula reaktsioon ja aferentse närvikiu aktiivsus kestva pöördliikumise puhul (näiteks pöörleval toolil). Vertikaalsed punktiirjooned tähistavad pöörlemise algust ja lõppu.

Joonis 71. Makulaarelundi ja kaelalihaste retseptorite reaktsioonid sõltuvalt pea ja kere asendist.

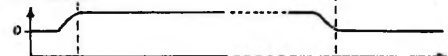
Joonis 72. Silmade pöördumine vastassuunas pea pööramisele. Reaktsioon kujutab endast staatilist refleksi, mis säilitab võrkkestal alati vertikaalsed ja horisontaalsed suunad.

Joonis 73. Vestibulaarne nüstagm.

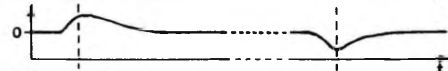
NURKKIRENDUS



NURKKIIRUS



CVPUA VÄLJA KALDUMINE

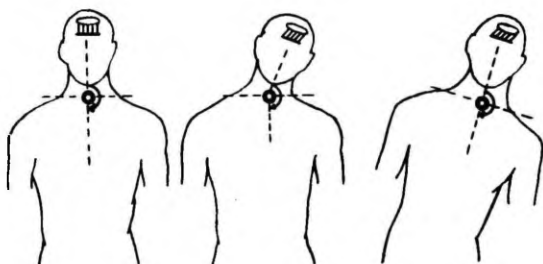


NÄRVIKIÜ AKTIIVSUS

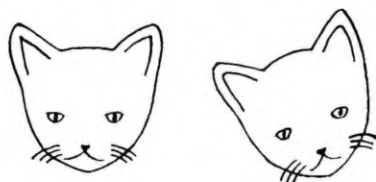


10 sek.

Joonis 70.

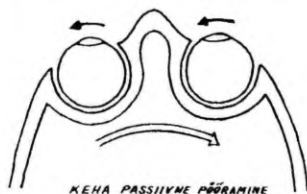


Joonis 71.



Joonis 72.

SILMADE AEGLANE LIHKUMINE VASTASSUUNAS



KEHA PASSIIVNE PÕORAMINE

Joonis 73.

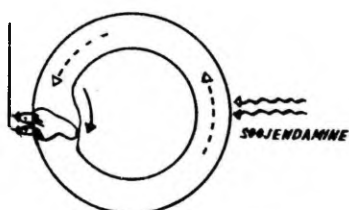
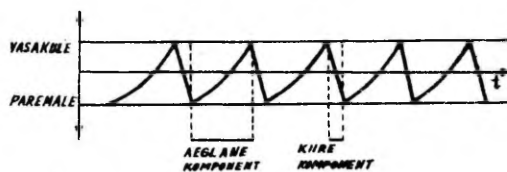
Joonis 74. Nüstagnogramm.

Joonis 75. Poolringkanali cupula väljakaldumine termilise ärrituse korral.

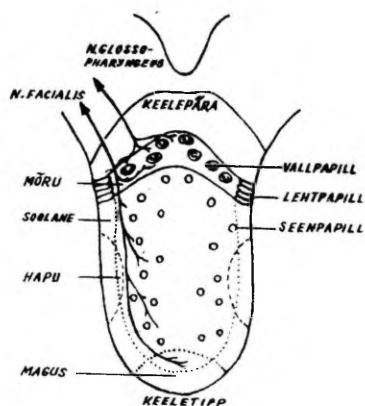
MAITSMIS- JA HAISTMISANALÜSAATOR

Joonis 76. Ülevaade maitsepapillide paigutusest keelel, keele innervatsioonist ja erinevate maitsekvaliteetide tundlikkusest keelel.

Joonis 74.



Joonis 75.

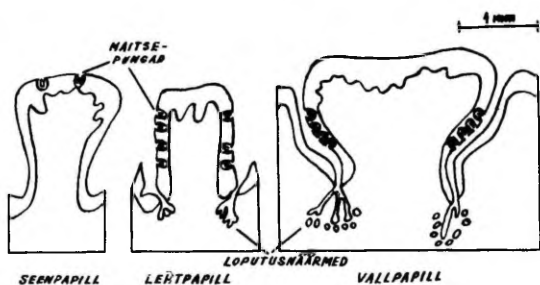


Joonis 76

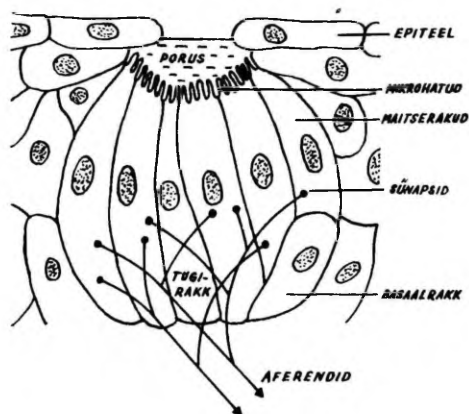
Joonis 77. Maitsepungade paigutus erinevates maitsepapillides.

Joonis 78. Maitsepunga ehitus ja innervatsioon.

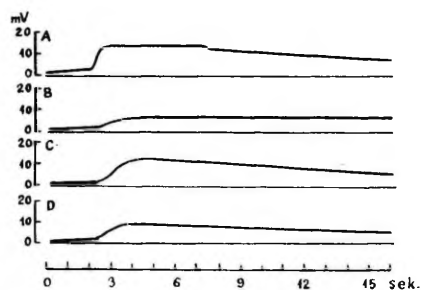
Joonis 79. Maitseraku retseptorpotentsiaalid mitmesuguste maitseärrituste korral. A - ärritus NaCl-ga (0,5 mool/l); B - ärritus äädikhappega (0,016 mool/l); C - ärritus sahharoosiga (0,25 mool/l); D - ärritus kiniinhüdrokloriidiga (0,004 mool/l).



Joonis 77.



Joonis 78.

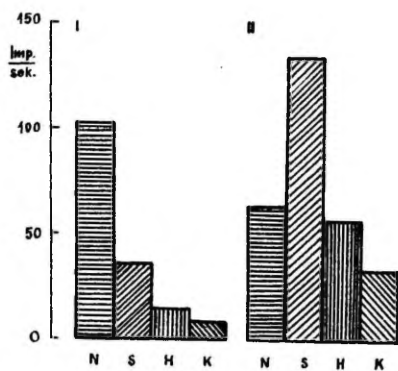


Joonis 79.

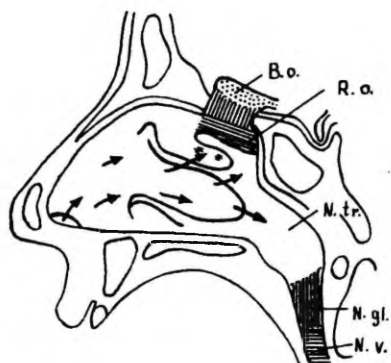
Joonis 80. Chorda tympani kahe aferentse kiu (I ja II) re-aktsioonid erineva maitsega ainetele. Ordinaadil on antud närvikiu neuraalne aktiivsus impulsside arvuga sekundis (imp./sek.). N - NaCl 0,1 mool/l; S - sahharoos 0,5 mool/l; H - 0,01 n HCl; K - kiniinhüdrokloriid 0,02 mool/l.

Joonis 81. Haistepiteeli paigutus ja ventilatsioon ninas (sagitaallõikes). R.o. - regio olfactoria; B.o. - bulbus olfactorius; N. tr. - nervus trigeminus; N. gl. - nervus glossopharyngeus; N. v. - nervus vagus.

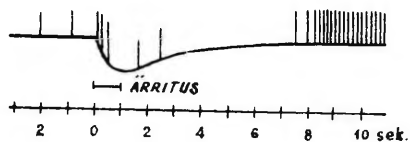
Joonis 82. Konna haistepiteeli retseptoriraku elektro-olfaktogrammi ja aktsioonipotentsiaalide samaaegne registreerimine retseptoriraku ärritamisel nitrobensooliga.



Joonis 80.



Joonis 81.

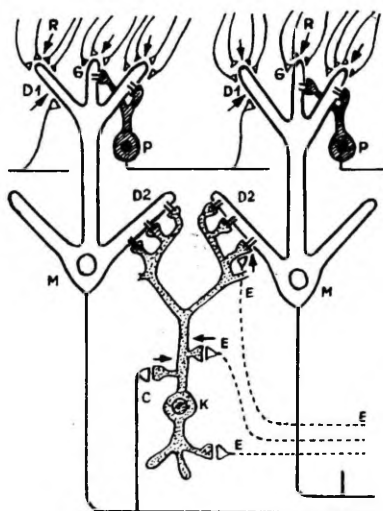
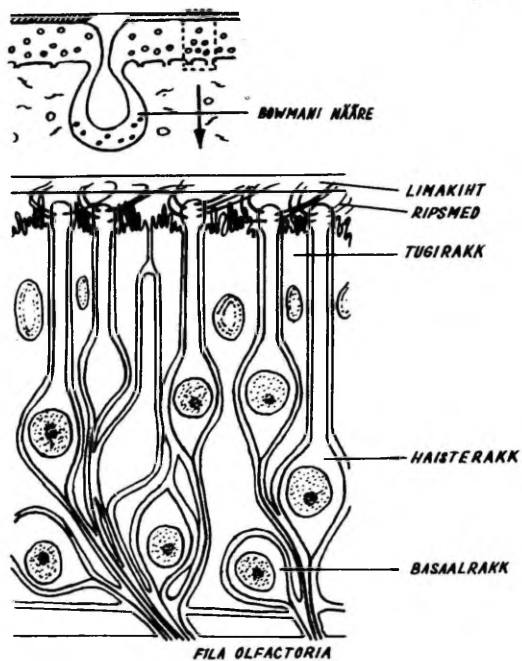


Joonis 82.

Joonis 83. Haistepiteeli rakuline struktuur. Ülal: limaskest regio olfactoria piirkonnas; all: regio olfactoria limaskesta rakulised elemendid.

Joonis 84. Bulbus olfactorius'e neuraalsete seoste skeem. Glomerulustes (G) lõpevad haisteraku aksonid (R) mitraalrakkude (M) primaarsetel dendriitidel (D1). Periglomerulaarsed rakud (P) ja sõmerrakud (K) moodustavad retsiprookseid sünapseid mitraalrakkude primaarsetel (D1) ja sekundaarsetel (D2) dendriitidel. C - kollateraaliid; E - eferentsed kiud. Retsiprooksed sünapsid on tähistatud paralleeljoonekestega.

Joonis 83.



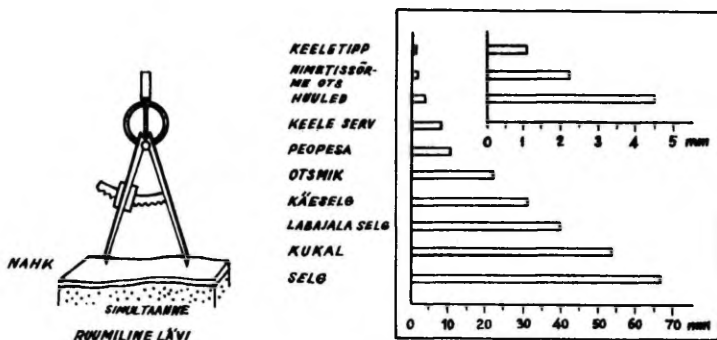
Joonis 84.

SOMATOVISTSERAALENE TUNDLIKKUS

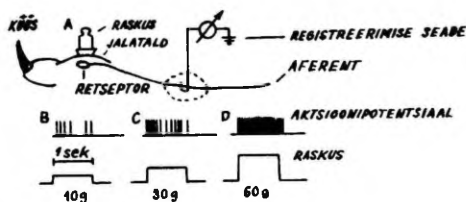
Naha ja sellest lähtunud struktuuride sensoorsed modaalsused on mehhanoretseptsioon, termoretseptsioon ja notsitseptsioon (valutundlikkus), mida koos süvatundlikkuse ja organismi ülejäänud valutundlikkusega käsitletakse kui somatovistseraalset tundlikkust. Viimasele on iseloomulik see, et tema retseptorid pole koondatud ühtsesse meeleelundisse (nagu kõrv ja silm), vaid on hajutatult kogu kehas laiali. Nende retseptorite aferendid ei moodusta spetsiaalseid närve, vaid kulgevad arvukate keha närvide ja tsentraalsete närviteede koosseisus.

Mehhanoretseptsioon.

Siin käsitletakse mehhaanilise ärrituse vastuvõttu naha kaudu ja erutuse edastamist mehhanoretseptorite vahendusel. Sünonüümina on kasutusel mehhanopertseptsioon ja kompimismeel. Mehhanoretseptsioon on seotud rea kvaliteetidega, mis on tuntud rõhu-, puute-, vibratsiooni- ja sügelemis- (kihelus-)aistingutena. Mehhanoretseptorite jaotus nahal. Puudutades nahka jõhviga, nähtub, et rõhu- või puuteaisting saadakse ainult teatud kindlates punktides. Neid punkte nimetatakse puutepunktideks ja nende jaotus inimese nahal on ebaühtlane. Rohkesti esineb puutepunkte sõrmeotstel ja huultel, kuna õlavarrel ja eriti seljal on puutepunkte vähe. Puutepunktide tihedusest sõltub naha taktilise tundlikkuse ruumiline eristamislävi, s.o. vähim kaugus kahe punkti vahel, milles tehtud üheaegseid puudutusi või torkeid tajutakse eraldi (joon. 85). Sõrmeotstel on need lävikaugused vähimad (2 mm) ja seljal suurimad (60–80 mm). Vanemas eas naha taktilise tundlikkuse ruumiline lävi tõuseb. Pideva harjutamise korral võib aga ruumiline lävi märgatavalt langeda. Näiteks pimedail on väga madal ruumiline lävi, mis võimaldab neil pimekirja punktide kiiret äratundmist kompimise teel. Sama kehtib ka trükiladujate kohta. Kui ruumiline lävi naha ühes piirkonnas harjutamise tagajärjel langeb, siis redutseerub see ka vastavas sümmeetrilises nahapiirkonnas teisel kehapoolel. Jäsemete pikitelje suunas on ruumiline lävi kõrgem kui ristitelje suunas. On terve rida tegureid, mis halvendavad ruumilist eraldamisvõimet, nagu verega läbivoolutuse vähenemine või venoosne pais, liiga sage ruumilise läve testimine, üldine väsimus, naha jahtumine.



Joonis 85. Taktiilise tundlikkuse simultaanse ruumilise läve määramine. Üleval on toodud kolme piirkonna kohta suurendatud skaala (10korda). Tulpade pikkus vastab antud kehapiirkonnas kahe samaaegse ärrituse minimaalsele vahekaugusele, kus mõlemaid punkte tajutakse eraldi.



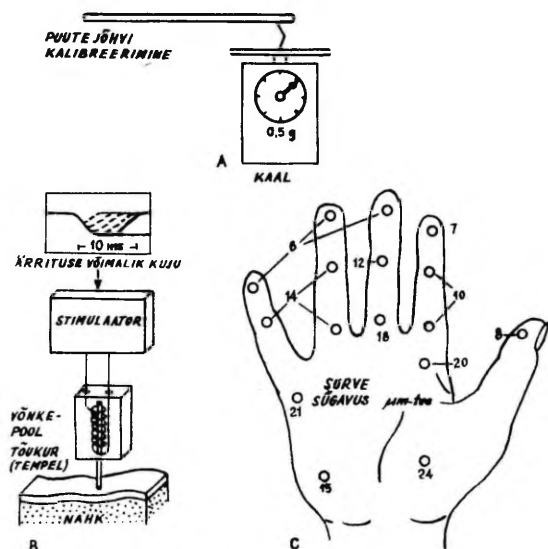
Joonis 86. Naharetseptorite talitluse uurimine. A - katsekorralduse skeem. B, C, D - kassi jalatalla rõhuretseptori aktsioonipotentsiaalide registreerimine ärritamisel järjest suurenevate raskustega.

Mehhanoretseptiooni proovid. Kliinilise rutiinuuringuna kasutatakse puuteaistingu proovi, mille puhul nahka ärritatakse teravikukujuliseks voolitud vatitupsutiga ja päritakse patsiendilt aistingu tekke ja ärrituse lokaliseerimise järele. Terava ja nüri eristamiseks kasutatakse nõõpnõela, puudutades nahka vaheldumisi nõela teraviku ja peaga. Veel jälgitakse, kuidas vastuslühikene tunneb ära tema nägemata nahale kirjutatud numbreid. Seejuures kirjutatakse algul nahale suuri ja siis ikka väiksemaks muutuvaid numbreid (sõrmeotsaga, nõõpnõela peaga). Vibratsiooni aistingu proov toimub helihargiga, mis asetatakse ühte luupunkti (küünarnukile, sääreluule). Eksperimendis ja täpsemates uuringutes kasutatakse siinusgeneraatoriga käivitata vaid võnkepoole (joon. 87). Reeglina testitakse vibratsiooni aistingu absoluutset läve. See asub vastavalt Pacini kehakese reageerimisele 150 - 300 Hz piires. Seejuures vajalik minimaalne vibratsiooni amplituud on suurusjärgus 1 μ m, s.o. Pacini kehakese lävitundlikkuse piires. Kõikide kliiniliste uuringute puhul on vaja uurida mõlemaid kehapooli, s.o. neid omavahel võrrelda.

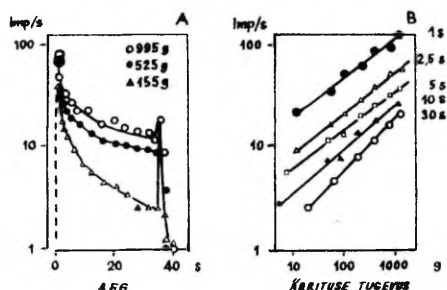
Naha mehhanoretseptorid. Juba möödunud sajandil arvati, et puutepunktides on vastavad retseptorid, mis paiknevad nahas puutepunkti all. Adaptatsiooni alusel on kindlaks tehtud kolme tüüpi mehhanoretseptoreid (on ühenduses müeliniiseeritud närvikiududega): väga kiiresti, keskmise kiirusega ja aeglaselt adapteeruvad retseptorid.

Rõhuretseptorid (intensiivsuse detektorid). Karvadega kaetud ja karvadeta nahas leiduvad retseptorid, mis on tundlikud eeskätt rõhuärrituste suhtes ja adapteeruvad rõhuärritusega aeglaselt. Nende impulsatsioon on ärrituse igal ajamomendil proportsionaalne (võrdeline) ärrituse intensiivsusega. Funktsionaalselt kujutavad need retseptorid endist tugevuse ehk intensiivsuse detektorid, s.o. nad mõõdavad naha mehhaanilise ärrituse tugevust. Kuna nad pikka aega ei adapteeru, siis annavad nad edasi ka rõhuärrituse kestuse.

Puuteretseptorid (kiirusdetektorid). Karvade puudutamisel, näiteks käeseljal, tekib aisting ainult karva liikumise kestel, kusjuures karvafolliikuli retseptori kaudu vahendatud aistingu intensiivsus sõltub karva liikumise kiirusest, mitte aga selle liikumise ulatusest. Ka karvadeta nahapiirkonnas leidub sellise reaktsioonilaadiga retseptoreid. Nende retseptorite impulsatsioon oleneb torketõuke kiirusest. Seetõttu käsitletakse neid



Joonis 87. Naha mehhanotundlikkuse lävi ja selle määramine. A - puutejõhvi kalibreerimine. B - katseseade naha mehhaaniliseks ärritamiseks. C - aistingute läved, mis on saadud B katsetootodikaga. Aistitav surve sügavus on antud μm -tes.

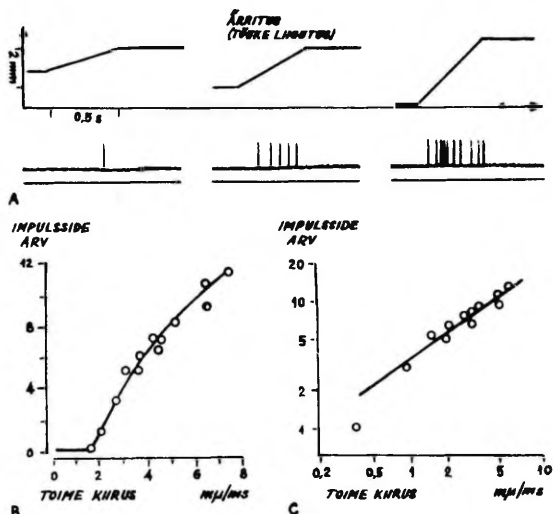


Joonis 88. Rõhuretseptori reaktsioonid konstantse tugevusega ärritusele. Kasutatud on logaritmilisi skaalasid.

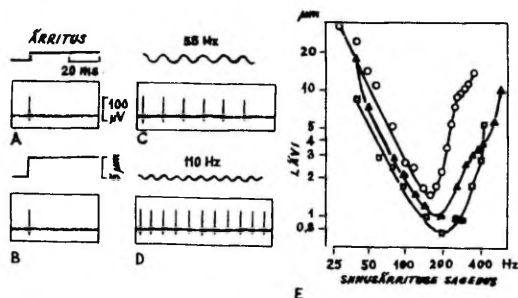
retseptoreid kui kiirusdetektoreid. Täisnurkse ärritusimpulsi puhul adapteeruvad need retseptorid 50 - 500 msek. jooksul, mistõttu neid nimetatakse keskmise kiirusega adapteeruvateks retseptoriteks. Retseptoreid, nagu rõhuretseptoreid, mis esmajoonel reageerivad ärrituse intensiivsusele ja ei edasta ajalisi muutusi (vahekordi), nimetatakse proportsionaalretseptoriteks ehk P-retseptoriteks. Puuteretseptorite sarnaselt reageerivaid retseptoreid nimetatakse vastavalt diferentsiaalretseptoriteks ehk D-retseptoriteks ning P- ja D-retseptorite segavorme PD-retseptoriteks ehk PD-andureiks.

Vibratsiooni retseptorid (kiirendusretseptorid). See retseptoriliik vastab täisnurksele ärritusimpulsile nii ühe kui ka mitmekordse läviärrituse korral ainult ühe impulsiga (aktsioonipotentsiaaliga), sest ta adapteerub väga kiiresti. Sinusoidaalse ärrituse puhul vallandab iga siinusperiood aktsioonipotentsiaali, kusjuures üksühese vastuse saamiseks siinusvõngete amplituud ärritussageduse tõustes märgatavalt väheneb. Nii on logaritmitud koordinaatteljestikus ärrituse läviampliituudi (L_T) ja sageduse (f) vahelist seost kujutava kõvera langus sagedusribas 30-200 Hz. See seos väljendub järgmiselt: $L_T = \text{const.} \cdot f^{-2}$, mis näitab, et nende retseptorite adekvaatseks ärritajaks on naha nihutamise kiierendus. Seetõttu nimetataksegi neid retseptoreid kiirendusdetektoriteks. Sagedusel üle 200 Hz nende retseptorite ärrituslävi hakkab tõusma. Ärrituse sageduse puhul üle 400 Hz pole üksühesed reageeringud enam vallandatavad. Kõige madalam on lävi 200-Hz ärritussageduse korral (joon. 90).

Mehhanoretseptorite histoloogiline struktuur ja aferentne innervatsioon. Nii karvadega kaetud kui ka karvadeta nahapiirkonna nahaaluses rasvkoes leiduvad suhteliselt suured neuraalsed lõppstruktuurid, mis on sibulakoore taoliselt ümbritsetud sidekoega. Need on Pacini kehakesed (sünonüüm: Vateri-Pacini kehakesed), mis oma olemuselt on kiirendusdetektorid (joon. 91). Peale nahaaluse koe leidub neid veel vahelduval hulgal lihaste kõõlustes ja fastsias, luuümbrises ning liigesekihitudes. Keskmise kiirusega adapteeruvateks kiirusdetektoriteks on Meissneri kehakesed, mis paiknevad pärisnaha (corium) papillides (joon. 91). Karvadega kaetud nahas asuvad kiirusdetektorid karva intrakutaanses piirkonnas kui karvafolliikulite retseptorid. Aeglaselt adapteeruvateks intensiivsusetektoriteks on karvadeta nahapiirkonnas Merkeli rakud, mis paiknevad väikeste rüh-



Joonis 89. Keskmise kiirusega adapteeruvate mehhanoretseptorite (kiirusdetektorite) reaktsioonid. A - retseptorreaktsioonide registreerimine (alumine kõver) kolmele erineva kiirusega toimivale mehhaanilisele ärritusele, kusjuures ärrituse kestus on kõikidel juhtudel ühesugune. B, C - tõuke kiiruse (m/ms) ja retseptori reaktsiooni (ordinaadil impulsside arv ärrituse kohta) vahelised sõltuvused on esitatud lineaarses (B) ja logaritmilises (C) mastaabis.



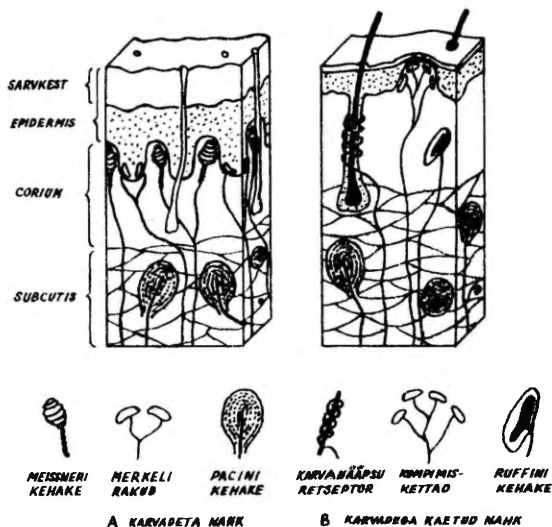
Joonis 90. Pacini kehakeste (kiirendusdetektorite) reaktsioonid. Pacini kehakeste reaktsioonid erineva tugevusega mehhaanilisele täisnurkse kujuga ärritusele A ja B ning mehhaanilisele siinusärritusele sagedusega 55 ja 110 Hz (C, D). Kolme Pacini kehakese läve (ordinaadil) sõltuvus mehhaanilise siinusärrituse sagedusest (abstsissil). Mõlemad skaalad on logaritmilised.

madena epidermise süvakihtides, kust nad kolvikeste taoliselt pärisnaha papillidesse sisse tuppuvad (joon. 91). Ka karvadega kaetud nahapiirkonnas leidub Merkeli rakke, kus nad paiknevad erilistes punktitaoliselt nahapinnast kõrgemale ulatuvates kompimisketastes (Pinkuse-Iggo kompimiskettad). Nende ketaste kõrgus on umbes 0,1 mm ja läbimõõt 0,2–0,4 mm, mistõttu need retseptorikogumikud on ka palja silmaga nähtavad. Kompimisketaste kõrval leidub karvadega kaetud nahapiirkondades veel aeglaselt adapteeruvaid nahasiseseid retseptoreid, mille histoloogiliseks korrelaadiks on Ruffini kehakesed (joon. 91).

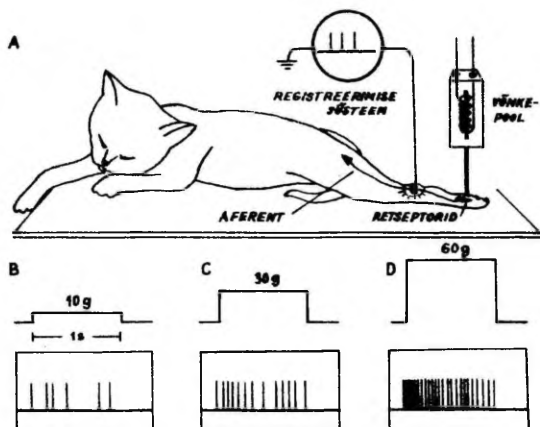
Retseptiivne väli. Mehhanoretseptori retseptiivseks väljaks on see ala, kus määratletud tugevusega ärritus kutsub esile retseptori erutuse. Üldjuhul kasutatakse ärritust, mis on läviärritusest 2–3 korda tugevam. Taoliselt defineeritud retseptiivne väli langeb mõningatel juhtudel kokku retseptori anatoomiliste piiridega (nagu kompimisketaste puhul), teistel juhtudel võib ka kaugemalt toimiv ärritus vallandada retseptoris erutuse (näiteks Pacini kehakesed).

Aferentne innervatsioon. Kõik eeltoodud retseptorid on varustatud müeliniseeritud närvikiududega, mis kuuluvad II rühma (läbimõõt 5–10 μ m, erutuse juhtekiirus 30–70 m/sek.). Eri nahapiirkondade innervatsiooni tiheduse kohta on ainult vähe andmeid, needki kaudsed (näiteks ruumilise eristamisläve määramise andmeid). Suhteliselt vähe on uuritud retseptorite innervatsiooni divergentsi ja konvergenti suhtes. On näidatud, et üks aferentne kiud võib olla ühenduses 2–3 kompimiskettaga, kusjuures kompimisketta sees iga kollateraali innerveerib kõik seal paiknevad Merkeli rakud (30–50). Hästi on väljendunud divergents ja konvergents karvafolliikuli retseptorite juures, kus üks aferentne kiud innerveerib mõnd sadat karvafolliikulit ja iga folliikulit innerveeritakse onakorda paljude aferentsete kiudude poolt. Inimese nahas on mehhanoretseptoritest ülekaalukalt esindatud kiirusdetektorid. See on funktsionaalselt otsustav, sest tavaliselt on ärrituse laadi muutused organismile tähtsamad kui ühe ärrituse intensiivsuse, kestuse või sageduse absoluutsed väärtused. Seepärast nimetatakse kiirus- ehk D-retseptoreid uudisedetektoriteks.

Mehhanosensiibelsed vabad närvilõpped nahas. Peale müeliniseeritud aferentsete närvikiudude (II ja III rühm) sisaldab iga nahaneuromaat veel 50 ja enam protsenti müeliniseerimata närvikiude



Joonis 91. Mehhanoretseptorite ehitus ja paigutus karvade (A) ja karvadega kaetud (B) nahapiirkondades.



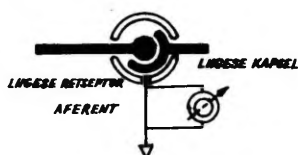
Joonis 92. Katsekorraldus naharetseptorite reaktsioonide uurimiseks. B, C, D - rõhuretseptorite aktsioonipotentiaalide sageduse sõltuvus ärrituse tugevusest (g/cm^2). Rõhuretseptoritel puudub spontaanaktiivsus.

(IV rühm). Osa nendest on postganglionaarsed sümpaatilised närvikiud, osa aga aferentsed kiud, mis lõpevad nahas vabade närvilõpmetena. Viimaste retseptoorne funktsioon on veel suuremalt jaolt välja selgitamata. Mõned nendest võtavad osa termoretseptsiioonist, paljud talitlevad nähtavasti valuretseptoritena. Samuti on näidatud, et suur hulk vabu närvilõpmeid on spetsiifiliselt tundlikud nõrga intensiivsusega puuteärrituste suhtes. Närvikiudude IV rühma madal erutuse juhtimise kiirus (ca 1 m/sek) tingib selle, et ärrituse toime alguse ja aferentsete impuls-side kesknärvisüsteemi saabumise vahel on suhteliselt pikk aeg - kuni mõnisada millisekundit. Seetõttu ei ole müeliniseerimata närvikiud mehhaaniliselt indutseeritud reflekside ja ka subjektiivsete aistingute esilekutsujateks. Uuemad andmed viitavad sellele, et vabad närvilõpmed võivad oma madala ärrituslävetohtu vahendada nahal nõrku liikuvaid mehhaanilisi ärritusi (nagu putukate ronimine). Vabade närvilõpmete ärritamisel võivad tekkida ka sügelemis- ja kihelemisaistingud.

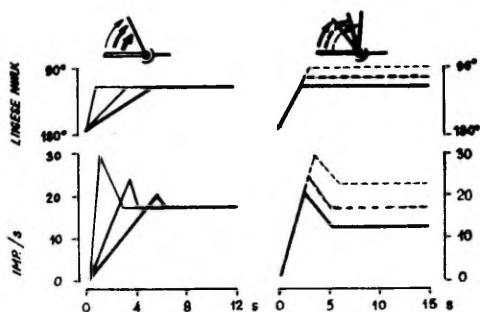
Retseptorite funktsioon ja mehhanoretseptsiioon. Tunnustamist on leidnud seisukoht, et rõhu-, puute ja vibratsiooniäistingute eest vastutab iga kord vastav nehanoretseptorite peatüüp, s.o. kas intensiivsus-, kiirus- või kiirendusdetektor. See kehtib eriti Pacini kehakeste kohta, mis ärritussageduse puhul üle 60 Hz on ükski võimalised vibratsiooniärritusi edastama ja vibratsiooniäistinguid vallandama. Tavalised mehhaanilised nahaärritused, välja arvatud vibratsiooniärritused 60 - 800 Hz, mõjustavad samaaegselt ja erineval määral mitut tüüpi mehhanoretseptoreid, mistõttu resulteerunud aisting pole määratletud ühte kindlat tüüpi retseptoritega. Vastavalt sellele on ka iga päevase kogemuse põhjal rõhu- ja puuteaistingute eristamine ebaäärane.

Süvatundlikkus

Ärkvelolekus oleme alati teadlikud oma kehaosade seisundist ja paigutusest. Passiivseid, kehaväliste jõudude toimele tekkinud liigutusi tajume sama hästi kui aktiivseid, lihaste abil sooritatud liigutusi. Ka võime täpselt hinnata seda vastupanu või takistust, mille peame ületama, et liigutusi sooritada. Kõik need aistingud on tuntud süvatundlikkusena, kuna nende eest vastutavaid retseptoreid on nahas tunduvalt vähem kui lihastes, kõõlustes ja liigestes. Neid retseptoreid nimetatakse proprioret-

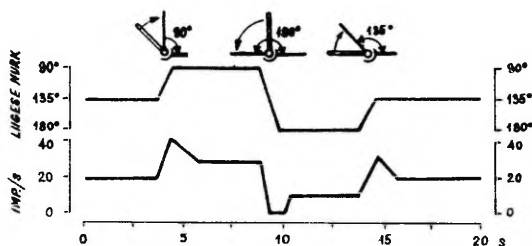


A LIIGESE RETSEPTORI SKHEEM



B LIIGESE ASETUSE MUUTUS
ERINEVA KURSUSEGA

C LIIGESE ASETUSE MUUTUS
ERINEVA NURGA PÜHUL



D RETSEPTORITE REAGEERIMINE PAINUTAMISEL JA SIRUTAMISEL

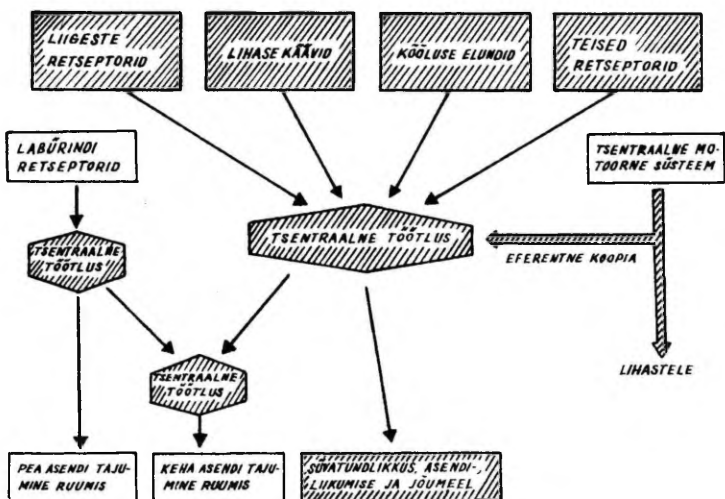
Joonis 93. Liigese retseptori skeem ja liigese retseptori reaktsioonid liigese mitmesuguste asendite korral.

septoriteks, kuna nad võtavad ärritusi vastu meie keha seest, mitte aga ümbritsevast keskkonnast. Proprioretseptorite hulka tuleb seetõttu arvata ka labürindi ja siseelundite retseptorid. Viimaseid nimetatakse sageli ka interoretseptoriteks. Süvatundlikkus on tuntud veel nimetuse all „propriotseptatsioon“ (joon. 94). Süvatundlikkuse kvaliteedid on asendi-, liigutus- ja jõumeel. Asendimeel. Ka ilma visuaalse informatsioonita on võimalik üsna suure täpsusega ette kujutada kehaosade asendit ja jäsemete eri osade paigutust üksteise suhtes. Süvatundlikkuse seda kvaliteeti nimetatakse asendimeeleks. See orienteerib meid liigestevaheliste nurkade ulatusest ja liigeste asetusest üksteise suhtes. Nagu subjektiivsetest kogemustest teame, adapteerub asendimeel väga vähe või peaaegu üldse mitte.

Liigutusmeel. Kui muuta visuaalse kontrollita mingi ühe liigese asendit, siis tajutakse niihästi liigutuse suunda kui ka kiirust. Süvatundlikkuse antud kvaliteeti nimetatakse liigutusmeeleks. See võimaldab hästi tajuda nii passiivseid kui ka aktiivseid liigutusi. Liigutusmeele tajulävi sõltub ühelt poolt sellest, kui palju muutub liigutuse vältel nurk liigese õlgade vahel, ja teiselt poolt nurga muutumise kiirusest (joon. 93). Passiivsete liigutuste puhul on tajulävi proksimaalsetes liigestes tunduvalt madalam (parem) kui distaalsetes. Aktiivsete liigeseliigutuste puhul on tajulävi omakorda madalam kui passiivsete liigutuste korral.

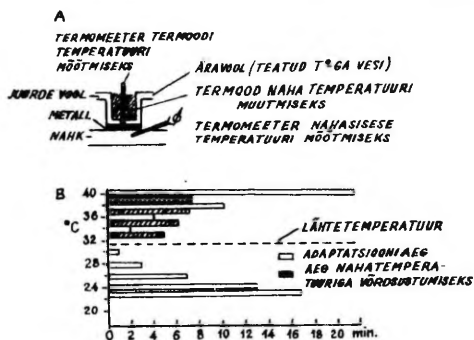
Jõumeel. Kui siduda paela peale ritta esemeid, mille kaal üksteisest erineb vähemalt 10 %, siis võib neid esemeid paela abil tõstes kaaluliselt eristada. Seejuures me hindame lihasejõudu, mida on tarvis rakendada eseme tõstmiseks või vabalt ülevahtmiseks. Süvatundlikkuse seda kvaliteeti nimetatakse jõumeeleks.

Süvatundlikkuse retseptorid (proprioretseptorid). Asendi- ja liigutusmeele aistingud võivad vallanduda ka liigeste piirkonnas oleva naha retseptoritest, kuna siin toimub liigutuste puhul naha venitamine. Lokaalanesteesia abil on näidatud, et naharetseptorid etendavad asendi- ja liigutusmeele talitluses siiski vähest osa. Kuna naharetseptorid ei etenda mingit osa ka jõumeeles, siis tuleb süvatundlikkuse retseptoreid otsida ekstrakutaansetest struktuuridest - lihastest, kõõlustest ja liigeskihudest - kus nad eeskätt asuvadki. Lihastes nimetatakse neid lihasekäävideks ja kõõlustes Golgi ehk kõõluselundiks. Nende



Joonis 94. Süvatundlikkuse (varjutatud alad) taju proprio-retseptorite kaudu, mille aferentsed impulsid koos motoorse eferentse koopiaga sensoorses närvisüsteemis integreerivad asendi-, liikumise- ja jõumeelt. Tasakaaluelundi retseptoritest saabuv informatsioon koos süvatundlikkusega võimaldab samuti tajuda kehaasendit ruumis.

Joonis 95. A - termoretseptorite funktsiooni uurimise meetodika. B - temperatuuriaistingu adaptatsiooniaeg (hele- ja tumedat värvi tähistatud alad) termoodi temperatuuri muutumisel 31,5 °C kõrgemale ja madalamale (ordinaadil). Viirutatud tulpad tähistavad naha temperatuuri võrdsustumise aega termoodi temperatuuriga.



dad tulpad abstsissil) termoodi temperatuuri hüppelisel muutumisel 31,5 °C kõrgemale ja madalamale (ordinaadil). Viirutatud tulpad tähistavad naha temperatuuri võrdsustumise aega termoodi temperatuuriga.

Ülesandeid käsitletakse lähemalt seoses motoorse tegevuse regulatsiooniga. Oma olemuselt on lihasekäävid lihaste pikkuse mõõtjad ning kõõluselundid lihase pinge hindajad.

Lihasekihnude retseptorid (joon. 93). Liigesekihnudes leiduvate retseptorite impulsatsioon on kord võrdeline liigese asendiga rahuolekus, kord võrdeline liigutuse kiirusega. Liigesekihnude retseptorid on samuti peaaegu mitte adapteeruvad. Liigesekihnude retseptorid reageerivad painutusele impulsatsiooni saženemisega, sirutuse puhul aga impulsatsioon harveneb. Taoline reaktsiooni laad on omane paljudele nn. peegelpiltse käitumisega retseptoritele. Paljude vabadusastmetega liigestel on praktiliselt igasuunalistele liigutustele (siserotatsioon, välisrotatsioon, abduktsioon, aduktsioon) reageerivad retseptorid peegelpiltse reaktsiooniga. Liigeseretseptorite histoloogiline ehitus pole veel täielikult selge. Liigesekihnus võib leida Ruffini kehakeste tüüpi retseptoreid. Ligamentides on leitud retseptoreid, mis väliselt sarnanevad Golgi retseptoritega. Lõpuks leidub väheses hulgas ka Pacini kehakeste taolisi moodustusi.

Süvatundlikkuse tsentraalne integratsioon. Süvatundlikkuse taju, mis toimub lihasekäävide, kõõluskehade ja liigesekihnude retseptorite vahendusel on tihedalt seotud motoorse talitluse tagasisideustusega. Süvatundlikkuse taju aluseks on mitmesuguste retseptorisüsteemide samaaegne aktivatsioon ja selle tsentraalne integratsioon. Seejuures on asendi- ja liigutusmeele puhul esiplaanil liigeseretseptorid, kuna jõumeele puhul on esikohal lihasekäävid ja kõõluselundid. Süvatundlikkuse kujunemises näib olevat vajalik ka motoorsete keskuste tagasiside, kuna lihasekäävide impulsatsiooniaste sõltub nii intra- kui ka ekstrafusaalsete lihasekiudude pingest. Lõpuks märgitagu, et kogu subjektiivne mulje keha asendist ruumis sõltub informatsioonist pea asendi kohta Maa gravitatsiooniväljas, mis saadakse labürindi kaudu. Seega kujutab süvatundlikkus endast väga keerukat integratiivset tajufunktsiooni, mille formeerimisel osalevad väga mitmesugused retseptorisüsteemid (joon. 94).

Ruumiline kompimismeel. Süvatundlikkus ja naha mehhanoretseptioon ning teatud mõttes ka termoretseptioon moodustavad üheskoos ruumilise kompimismeele, mis vahendatakse aktiivsete kompivate liigutustega. Kuigi meie ruumilised ettekujutused on seotud suurelt jaolt nägemistajuga, on veel palju meid ümbritseva keskkonna omadusi, mida me eeskätt või peaaegu eranditult tun-

netame kompimismeele kaudu. Siinkohal tarvitseb viidata ainult sellistele omadustele nagu vedel, kleepuv, tahke, elastne, pehme, kõva, sile, kare, sametjas jne. Tähtis on, et need omadused on passiivse kompimisega (eseme asetamine liikumatule käele või käe astamine esemele) kas halvasti või üldse mitte tajutavad, kuna aktiivselt kompiva käega on esemete struktuur, vorm ja pinnaomadused väga kergesti kindlaks tehtavad. Aktiivselt kompiva käe üleolek rahuolekus olevast käest on seletatav sellega, et aktiivsete liigutuste puhul aktiveeritakse rohkem naharetseptoreid ja nende adaptatsioon on takistatud, mistõttu esemega kontakteeruvalt nahapinnalt saadetakse närvikeskustesse detailne informatsioon. Lisaks annab esemest täiendavat informatsiooni kompiva käe süvatundlikkus.

Aferentse informatsiooni mitmetähenduslikkus liigutuste puhul.

Rida retseptoreid (näit. liigeste piirkonna naharetseptorid) aktiveeritakse ühelt poolt väljast tulevate ärritustega, teiselt poolt aga aktiivsete liigutustega. Nende kaudu kesknärvisüsteemi edastatud informatsioon on seega mitmetähenduslik, mis kõrvaldatakse mootorsetest keskustest lähtuva sihipärase eferentse pidurdusega vastavate aferentsete impulsside mitmesugustes ümberlülitustuumades. Teadlikkus meie keha seisundist ja paigutusest keskkonnas võib olla samuti seotud mittevisuaalse ruumikujutlusega. Kui tugev see ettekujutus on, selgub sellest, et paljud amputeeritud tajuvad veel kaua aega pärast amputatsiooni puuduvaid kehaosi (nn. fantoomaistingud ehk -tajud). See meelepete on nii tugev, et tajutakse puuduva kehaosa puuteärritusi. Veel võivad esineda nn. fantoomvalud, mis on sageli väga piinavad ja terapeutiliselt raskesti kupeeritavad. Direktsete somatosensorsete talamokortikaalsete projektsioonipiirkondade kõrval võtavad ruumilise abstraktsiooni, sünteesi ja ruumis orienteerumise protsessidest osa suuraju koore sama poole parietaalsed ja temporaalsed piirkonnad, eriti kõnekeskuse poolel. Nende piirkondade kahjustumisel tekivad orienteerumishäired, mida nimetatakse ruumiliseks agnoosiaks, mille sümptomid võivad olla väga mitmekesised. Ruumilise agnoosia all kannatavad haiged eksivad neile varem tuntud ümbruses ega suuda ruumis õigesti orienteeruda.

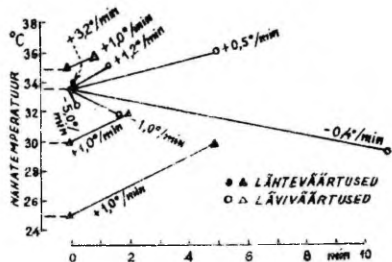
Termoretseptioon

Termoretseptioonil (sünonüümid: termopertseptioon, tempera-

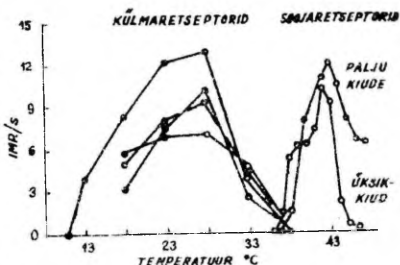
tuurimeel), mis on seotud nahaga, on nii subjektiivsete kui ka objektiivsete leidude alusel kaks kvaliteeti, nimelt nn. külma- ja soojameel. Selle sensoorse modaalsuse retseptorid ei vahenda mitte ainult teadvuslikku temperatuuritaju, vaid on ka andureiks termoregulaatorsetele protsessidele. Nende ülesandeks on toetada kesknärvisüsteemis (hüpotaalamuses, seljaajus) paiknevaid temperatuuriantureid. Tsentraalsete termoretseptorite aktiivsus ei jõua meie teadvusse.

Naha temperatuuriaistingud. Sooja vanni ($+33^{\circ}\text{C}$) sisenemisel tekib soojaaisting. See vaibub lühema aja jooksul, kui toimub vanni jahtumine. Kui väljuda lühikeseks ajaks vannist, tekib vanni minnes uuesti soojaaisting. Ka ümberpöörduv fenomen on tuntud: kui kuumal suvepäeval hüpata $+27^{\circ}\text{C}$ basseini, siis tundub basseini vesi algul külmana. Mõne aja pärast lülmasisting taandub neutraalseks aistinguks. Niisiis põhjustab ühes keskmise temperatuuri piirkonnas soojendamine ja jahutamine üsna kiiresti mööduva sooja- või külmaaistingu. Selles piirkonnas toimub täielik adaptatsioon uue temperatuuriga. All- ja ülalpool seda temperatuuripiirkonda esineb kestav temperatuuriaisting ka pärast nahatemperatuuri võrdsustumist keskkonna temperatuuriga (näiteks tunde kestvad „külmad jalad“). Eksperimentaalselt on kinnitatud, et nahatemperatuuri puhul alla $+20^{\circ}\text{C}$ tekib ka pärast nahatemperatuuri nivelleerumist keskkonna temperatuuriga kestav külmaaisting. Samasugune olukord esineb samuti naha soojendamisel üle 40°C , kus pärast nahatemperatuuri nivelleerumist keskkonna temperatuuriga tekib kestav soojaaisting. Temperatuuride vahemik, mille piires peale nahapiirkonnade jahutamist ja soojendamist tekivad ainult ajutised temperatuuriaistingud, on $+20$ kuni $+40^{\circ}\text{C}$. Väikesed temperatuurikõikumised põhjustavad kiire adaptatsiooni, temperatuuri suuremate kõikumiste puhul adaptatsiooniaeg pikeneb. Nagu on näidanud subjektiivse kohastumise aja ja keskkonnatemperatuuriga nahatemperatuuri võrdsustumise aja võrdlus, need ajad ei ühti (joon. 95 B). Temperatuuri väikeste kõikumiste puhul on temperatuuriaisting adapteerunud juba enne nahatemperatuuri võrdsustumist välistemperatuuriga, suurte kõikumiste puhul on efekt vastupidine.

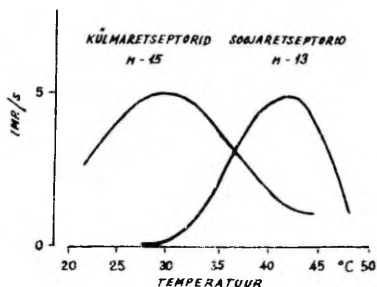
Sooja- ja külmaaistingute tekkimise tingimused. Nahatemperatuuri hüppelised muutused põhjustavad temperatuuriaistingut ka väikeste temperatuurierinevuste puhul. Muutub aga nahatemperatuur



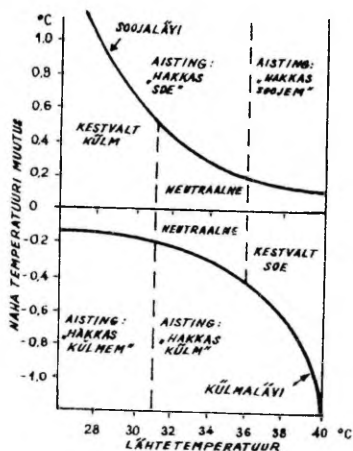
Joonis 96. Külma- ja soojaläve sõltuvus temperatuuri muutumise kiirusest ning soojaläve sõltuvus lähtetemperatuurist. Termood asus küünarvarrel, ärrituspinna suurus 20 ruutsentimeetrit.



Joonis 97. Naha külma- ja soojaretseptorite staatiline tundlikkus. Aktsioonipotentsiaalid on registreeritud retseptoriga ühenduses olevalt aferentselt närvikiult.



Joonis 98. Ahvi naha külma- ja soojaretseptorite reaktsioonid sõltuvalt nahatemperatuurist.



Joonis 99. Sooja- ja külmaläve sõltuvus naha lähtetemperatuurist (abstsissil). Ordinaadil muudetakse 0 suhtes temperatuuri seni, kuni tekib vastavalt külma- või soojaaisting. Diagramm kehtib kõigi temperatuurimuutuste kohta, mille kiirus, s.o. muutumise kiirus on suurem kui 6° C/min.

mingis suunas pidevalt, siis resulteeruvad temperatuuriaistingul
 temperatuurimuutuse kiirusest ja lähtetemperatuurist. Küünarvar-
 re naha pinnal uuriti sooja- ja külmaaistingute lävisuurusi,
 lähtudes temperatuurist $+33,5^{\circ}\text{C}$. Saadud tulemustest selgus, et
 lävisuurused sõltuvad väga suurel määral temperatuuri muutuse
 kiirusest. Näiteks põhjustab nahatemperatuuri langus 5° minutis
 ($0,083^{\circ}$ sekundis) juba 15 sekundi pärast külmaaistingut, kuna ja-
 hutamine $0,4^{\circ}$ minutis ($0,0067^{\circ}$ sekundis) kutsub külmaaistingu
 esile alles 11 minuti möödudes. Selle aja jooksul on nahatempa-
 ratuur langenud juba $4,4^{\circ}$ võrra, ilma et oleks tekkinud külma-
 aisting. Väga aeglasel jahutamisel võivad seega suured naha-
 piirkonnad jahtuda märkamatuks (koos sellega suureneb soojuse
 äraandmine), eriti kui tähelepanu on pööratud teistele asjaolu-
 le. Toodust järeldub, et see faktor mängib olulist osa orga-
 nismi külmetumisel, s.o. külmetushaiguste tekkes. Vaatlused on
 näidanud, et nahatemperatuuri muutumisel konstantse kiirusega
 1° minutis sõltub soojaaisting lähtetemperatuurist. Mida mada-
 lam on lähtetemperatuur, seda hiljem tekib konstantse soojenda-
 mise puhul soojaaisting. Jahutamisel on olukord vastupidine: kon-
 stantse jahutamiskiiruse puhul tekib külmaaisting seda kii-
 remini, mida madalam on lähtetemperatuur. Samuti on näidatud,
 et sama naha temperatuur võib sõltuvalt ärritustingimustest üks
 kord esile kutsuda sooja-, teine kord külmaaistingut. Lähtudes
 temperatuurist $+30^{\circ}\text{C}$, tekib soojendamisel kiirusega 1° minutis
 temperatuuril $+32^{\circ}\text{C}$ soojaaisting, sel ajal kui lähtudes tem-
 peratuurist $+33,5^{\circ}\text{C}$, tekib sama kiirusega jahutamisel tempe-
 ratuuril $+32^{\circ}\text{C}$ hoopis külmaaisting (joon. 96). Kirjeldatud fe-
 nomeni esinemises võib veenduda, kui eelnevalt asetada üks kä-
 si külma ja teine käsi sooja vette ning siis mõne aja möödudes
 panna mõlemad käed leigesse vette: tunneme, et külmas vees ol-
 nud käes tekib soojaaisting ja soojas vees olnud käes külma-
 aisting. Kliimakambrikatsed on andnud analoogilisi tulemusi.
 Kui lähtutakse jahedana aistitud temperatuurist ($+20^{\circ}\text{C}$) ja tem-
 peratuuri tõusu kiirusest kambris $0,4-0,6^{\circ}\text{C}$ minutis aisti-
 takse soojendamist kõige esmalt nendes kehapiirkondades, mis
 eelneva jahutamisperioodi kestel osutusid kõige soojemaks (ots-
 mik, rind, õlavars). Isegi väga aeglasel temperatuuri tõusul
 ($0,04^{\circ}\text{C}$ minutis) annavad temperatuurid üle $+35^{\circ}\text{C}$ alati soo-
 jaaistingut. Suurema hulga retseptorite osavõtu tõttu (ruumili-
 ne summatsioon) on see temperatuur madalam kui lokaalse soojen-

damise korral ($+40^{\circ}\text{C}$). Rõivastamata (alasti) inimese indifereentsiks temperatuuritsooniks on kliimakambris $32-35^{\circ}\text{C}$.

Sooja- ja külmapunktid. Ruumilävi. Inimese naha külma- ja soojatundlikkus on lokaliseeritud naha erinevatesse punktidesse. Seega on olemas külma- ja soojapunktid. Nad paiknevad mitmesuguse tihedusega, kuid neid on tunduvalt vähem kui puutepunkte. Külmapunkte on arvukamalt kui soojapunkte. Näiteks peopesas on 1 cm^2 nahapinna kohta 1-5 külmapunkti ja ainult 0,4 soojapunkti. Mõlemaid on tihedamalt temperatuuritundlikes piirkondades, näiteks näo piirkonnas (1 cm^2 kohta 16-19 külmapunkti ja 2-4 soojapunkti). Kuna külma-, eriti aga soojapunktide paiknemise tihedus on väike, siis simultaansse temperatuuriärrituse ruumilise läve väärtused on suured. Külmaärrituse puhul on see väiksem kui soojaärrituse puhul. Temperatuuriaistingute ruumiline lävi sõltub ärrituse suunast jäsemetel. Näiteks reie piirkonnas on simultaanne ruumiline lävi soojaärrituse korral pikki-suunas 26 cm ja ristisuunas 9 cm, külmaärrituse korral vastavalt 16,5 ja 2,9 cm.

Spetsiifilised termoretseptorid. Primaatidel ja ka teistel imetajatel on kindlaks tehtud spetsiifilised termoretseptorid. Viimastele on iseloomulikud järgmised tunnused: 1) kestav impulssatsioon konstantse temperatuuri puhul, kusjuures impulssatsioon on võrdeline nahatemperatuuriga (staatiline vastus); 2) impulssatsiooni suurenemine või vähenemine temperatuuri muutumise korral (dünaamiline vastus); 3) tundlikkuse puudumine mittetermilise ärrituse suhtes; 4) lävitundlikkus on võrreldav inimese aistingulävega termiliste ärrituste suhtes; 5) väike retseptiivne väli (1 mm^2 või isegi vähem), kusjuures üks aferentne närvikiud innerveerib ainult ühte-kahte külma- või soojapunkti; 6) erutuse juhtimise kiirus on termoretseptatsiooniga seotud aferentsetes kiududes alla 20 m/sek., mõnedes isegi kuni 0,4 m/sek.

Igal termoretseptoril on oma kitsas temperatuuridiapsoon, kus ta vastab maksimaalse impulssatsiooniga. Külma- ja soojaretseptorite maksimaalne tundlikkus asub normaalse kehatemperatuuri nivoo suhtes vastavalt kas all- või ülalpool (joon. 98).

Termoretseptori impulssatsioon ei sõltu mitte ainult temperatuurist (proportsionaalne andur), vaid ka temperatuuri muutumise kiirusest (diferentsiaalne andur). Soojaretseptorite reageering on peegelpiltne külmaretseptorite reageeringule. Sooja-

retseptorid vastavad naha soojendamisele impulsatsiooni saagemisega ja jahutamisel impulsatsiooni märgatava vähenemisega. Mittespetsiifilised termoretseptorid. Ülal kirjeldatud termoretseptorite kõrval esineb veel retseptoreid, mida võivad erutada jahutamine ja rõhk. Nad erutuvad lühiaegselt tugeva jahutuse puhul (impulsatsioon on madala sagedusega), kuid rõhuärritusele on väga tundlikud. Nähtavasti on nad intensiivsusetektorid, millele on omane teatud külm tundlikkus. Kui asetada peopesale kaks ühesuguse kaaluga vihti, siis külmem viht tundub raskemana (nn. Weberi illusioon).

Termoretseptorite histoloogiline ehitus pole veel lõplikult selge. Inimese nahas asuvad külmaretseptorid epidermise sees ja tihedalt selle all, soojaretseptorid paiknevad pärisnaha (corium'i) ülemistes ja keskmistes kihtides. Seega asuvad soojaretseptorid sügavamal. Termoretseptorid on varustatud peamiselt müeliniseerimata, IV rühma kuuluvate närvikiududega, mis keh-tib eranditult kõigi soojaretseptorite kohta. Osa külmaretseptoreid varustatakse ka III rühma närvikiududega.

Termoretseptsiooni erivormid. Temperatuurimeele puhul võivad sageli esineda järelaistingud. Kui hoida otsmiku piirkonna nahal 30 sekundit külma raudeset, tekib pärast selle eemaldamist märgatav külmaaisting, kuigi nahk ise soojeneb. Eelduste kohaselt peaks tekkima soojaaisting. See külmaaisting on tingitud jahutuse levimisest ümbrusse. Termoretseptorite otsene elektrofüsioloogiline uurimine on näidanud, et külmaretseptorid vastavad ka pärast tugevat jahutamist taassoojendamise puhul esialgu impulsatsiooni saagemisega. Järelaisting on niisiis normaalne külmaaisting. Samuti on kirjeldatud vastavaid soojaaistinguid. Väga tugeva soojäärrituse puhul (kuum vann, kuum dušš) tekib paradoksaalne külmaaisting. See on põhjustatud nähtavasti sellest, et pindmiselt paiknevad külmaretseptorid, mis normaalselt on üle $+40^{\circ}$ temperatuuri suhtes „tummad“, kiirel soojendamisel üle $+40^{\circ}$ ajutiselt erutuvad.

Kuumaaistingud tekivad reeglipäraselt nahatemperatuuril üle $+45^{\circ}\text{C}$. Kuumaaistingute neurofüsioloogilised alused pole veel päris selged. Arvatakse, et on olemas spetsiaalsed kuumaretseptorid. Kuna kuumaaistingul on aga ka valulik iseloom ja kuumäärritus on kehale kahjulik, siis on kuumaaisting enam valuretseptsiooni kui termoretseptsiooni kvaliteet.

Kliiniliselt testitakse sageli külma- ja soojatundlikkust kahe

katsutiga, milledest ühes on kuum ja teises jäävesi. Temperatuuri tajumise häired võivad olla tingitud temperatuuri juhteteede kahjustusest või katkemisest. Sageli on haaratud ka valumeel, kuna valuteed kulgevad kesknärvisüsteemi koos temperatuuri juhteteedega. Mehhanoretseptsioon ja süvatundlikkus on sel puhul mõjustamata.

Somaatiline ja vistseraalne valu

Erinevalt teistest sensoorsetest modaalsustest ei anna valu olulist informatsiooni meid ümbritseva keskkonna kohta. Valu informeerib organismi ähvardavatest ohtudest ja kutsutakse esile kudesid kahjustavate ärritajate poolt. Kuna valu hoiatab kestvate kahjustuste eest, on ta bioloogiliselt, s.o. normaalse elutegevuse tagamise seisukohalt tähtis. Valu on sensoorne modaalsus, mis sunnib kannatajat arsti poole pöörduma. Valu (sünonüümid: valumeel, notsitseptsioon) puhul võib vastavalt valu tekkekohale ja iseloomule eristada terve rea kvaliteete. Peamiselt eristatakse kahte valukvaliteeti: somaatiline ja vistseraalne valu. (joon. 100).

Somaatiline valu. Somaatilist valu nahas nimetatakse pindmiseks valuks. Tekib aga valu lihastes, luudes, liigestes või sisekoes, siis on tegemist süvavaluga. Pindmine ja süvavalu on seega somaatilise valu subkvaliteetidid. Kui torgatakse nahka nõelaga pindmise valu esilekutsumiseks, siis aistitakse ereda iseloomuga valu, mis on hästi lokaliseeritud ja kaob kiiresti ärrituse lakkamisel. Sellele, esimesele valule järgneb sageli eriti kõrge ärritusintensiivsusega ja 0,5-1-sekundilise peiteperioodiga teine valu, mis on ebamäärase põletava iseloomuga, raskesti lokaliseeritav ja vaibub aeglaselt. Seda valu võib väga hästi esile kutsuda muljumisega sõrmede vahemikus. Süvavalu tuntuks näiteks on peavalu, mis oma mitmekesise avaldumisega on nähtavasti sagedamaid inimesel esinevaid valu vorme. Süvavalu on ebamäärase iseloomuga, raskesti lokaliseeritav ja tal on kalduvus irradieeruda. Belnevate erinevuste kõrval on tarvis silmas pida valuga kaasnevaid afektiivseid ja vegetatiivseid reaktsioone. Teist valu, eriti aga süvavalu saadavad sageli sellised vegetatiivsed reaktsioonid nagu iiveldus, higistamine, vererõhu langus. Esimene valu vallandab seevastu kaitsereflekse, näiteks jala järsk tagasitõmbamine mingi teraviku otsa astumisel.

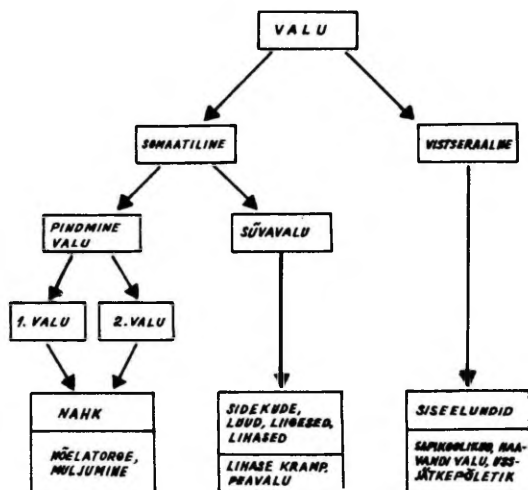
Vistseraalne valu. Somaatilise valu kõrval esineb veel üks tähtis valukvaliteet — vistseraalne ehk siseelundite valu. Ka see valu on ebamäärase iseloomuga ja teda saatvad vegetatiivsed reaktsioonid on samad, mis süvavalu korral. Märkimisväärne on asjaolu, et lokaalanesteesia all avatud kõhuõõne elundeid võib valutult pigistada ja lõigata niikaua, kuni pole ärritatud parietaalset kõhukelmet ja mesenteeriumi (kinnise) juurt. Tugevad valud tekivad aga õõneselundite kiirel ja tugeval venitamisel. Väga valulikud on silelihaste spasmid ja tugevad kontraktsioonid, eriti kui nad on seotud isheemiaga.

Valuintensiivsuse määramine. Eksperimentaalne valu uurimine nii inimesel kui ka loomal on seotud terve rea probleemidega. Kuna kõik kahjustused toimivad valutekitavalt, siis pole valu jaoks ühtegi adekvaatset ärritust. Valuärrituse kudesid kahjustava iseloomu tõttu on raske hoida eksperimentaalsete uuringute ajal konstantseid ärritustingimusi. Testud raskusi valmistab ka võrdlevate mõõtmiste läbiviimine. Valuärritust võib katse eesmärgil kasutada suhteliselt lühikest aega ja kitsastes piirides. Lõpuks peab märkima, et valuga kaasnevad sageli afektiivsed reaktsioonid, mis kõik komplitseerivad valu kui nähtuse uurimist. Subjektiivselt tajutud valu intensiivsus sõltub peale ärrituse tugevuse veel sellele osutatud tähelepanu astmest. Tähelepanu valult kõrvalejuhtimine võib valutaistinguid nõrgendada ning ekstreemsetes situatsioonides võib valu isegi puududa (stress, hüpnosis jne.).

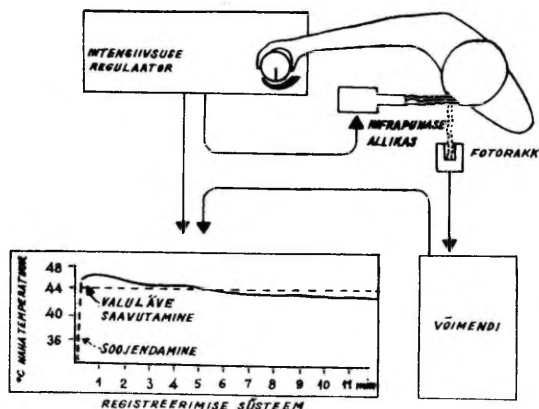
Valuadaptatsioon. Subjektiivsed kogemused viitavad adaptatsiooni puudumisele valu puhul. Valuadaptatsiooni on püütud uurida ka eksperimentaalselt kuumavalu puhul. Katsealusele tehakse ülesandeks reguleerida ise otsmikule suunatud infrapunase kiirgust nii, et alati saavutatakse valulävi (joon. 101). Viimast hinnatakse nahatemperatuuri muutuse alusel ärrituse piirkonnas, kus nahatemperatuuri tõus tähendab läve tõusu, s.o. adaptatsiooni. Nagu taolistest uurimustest on selgunud, lävisuurus katse käigus praktiliselt ei muutu. Nahatemperatuur isegi langeb, mis näitab, et valuläve saavutamiseks on tarvis vähema intensiivsusega infrapunast kiirgust. Toodust järeldub, et valu suhtes adaptatsioon puudub.

Valumeele spetsiifilisus. Valuärrituste mitmekesisus on tekitanud arvamuse, et spetsiaalseid valuretseptoreid ning nendega seotud sepaaraatseid perifeerseid ja tsentraalseid teid ei ole.

Joonis 100. Valukvaliteetid ja nende lokaliseerimine



Joonis 101. Aparatuur termilise valuärrituse tekitamiseks ja doseerimiseks. Infrapunaste kiirtega soojendatakse katseisiku otsmikul mustaks värvitud nahapiirkonda. Nahatemperatuur mõõdetakse fotorakuga ja registreeritakse. Pidev joon näitab valuläve sõltuvust termilise ärrituse kestusest. Valuläve saavutamiseks reguleerib katseisik ise kiirguse intensiivsust.

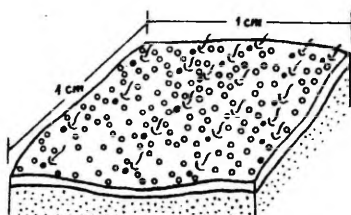


Sellest seisukohast tulenevalt tekib valu siis, kui mehha- ja termoretseptorite ärritamisel ületatakse teatud ärritustugevus. Tekkinud notsitseptiivsetest ärritustest kujunenud impulsimuster dekodeeritakse kesknärvisüsteemis valuaistinguks. Selle teooria alusel peaksid valuretseptiooni aluseks olema erilised neuraalsed mehhanismid, mis ei sarnane sensoorsete aistingute puhul esinevatega. Eksperimentaalset kinnitust sellele teooriale siiski pole ning kõik senised leiud viitavad sellele, et valu on spetsiifiline nagu teisedki sensoorsed modaalsused.

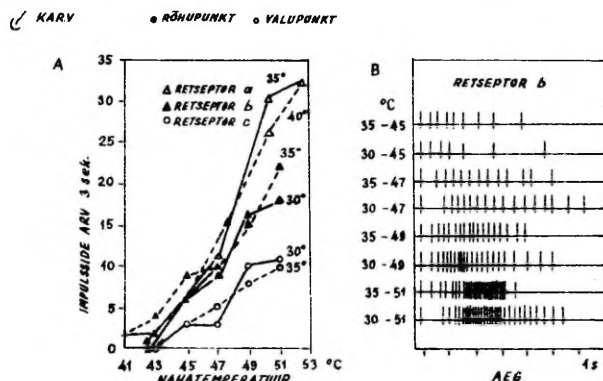
Valupunktid. Mehhanoretseptorite ja termoretseptorite kõrval leidub nahas valu suhtes tundlikke valupunkte. Neid on tunduvalt rohkem kui rõhupunkte (suhe 9 : 1) ning külmapunkte (suhe enam kui 10 : 1). Juba see leid viitab tõenäosusele, et valuretseptorid pole teiste naharetseptoritega identsed.

Valu- ehk notsiretseptorid. Saadud andmete põhjal on valuretseptorid oma adekvaatsete ärrituste suhtes märgatavalt spetsiifilisemad, kui seda siiani on arvatud. Nii esineb nahas retseptoreid, mis osutuvad mehhaaniliste ärrituste suhtes tummaks. Nad ei reageeri ka jahutamisele ning soojendamisele temperatuuril alla +45 °C, küll aga vastavad soojendamisele üle +45 °C. Viimasele viitab impulsatsiooni sagenemine. Kuna nahatemperatuuri üle +45 °C tajutakse valuna ja selline temperatuur hakkab juba nahka kahjustama, siis on õigem neid notsiretseptoreid nimetada kuumaretseptoriteks. Nahas on leitud ka mehhanosensiibelseid retseptoreid, mis reageerivad ainult notsitseptiivsetele ärritustele (muljumine, nõelatorge), kuid ei reageeri temperatuuri, hapete ja intrakutaanselt valu vallandavate ainete toimele. Ka lihastes on kindlaks tehtud spetsiifilised mehha- ja kemosensiibelsed notsiretseptorid. Niisiis on kindlaks tehtud spetsiifilised mehha-, termo- ja kemosensiibelsed valuretseptorid. Kuid on võimalik ka multimodaalsete valuretseptorite esinemine, mis erutuvad paljude erinevate valuärrituste puhul.

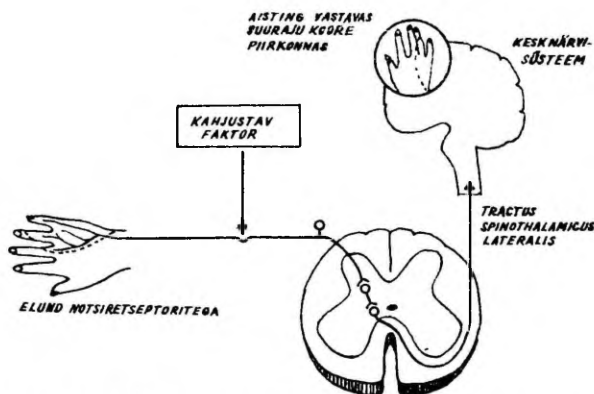
Nahas esineb kahte tüüpi aferentseid närvilõpmeid: korpuskulaarsed ja vabad närvilõpmed. Viimased on esindatud arvukamalt. Juba valupunktide suur arv (tihedus) viitab sellele, et valuretseptioon toimub vabade närvilõpmete kaudu. Paljud uuringud on seda seisukohta kinnitanud. Nii on haavandilises nahapiirkonnas, kus on võimalik esile kutsuda ainult valuaistinguid, leitud eranditult vabu närvilõpmeid. Ka silma sarvkest, kuul-



Joonis 102. Naha valu- ja rõhupunktid küünarvarre painutusküljel.



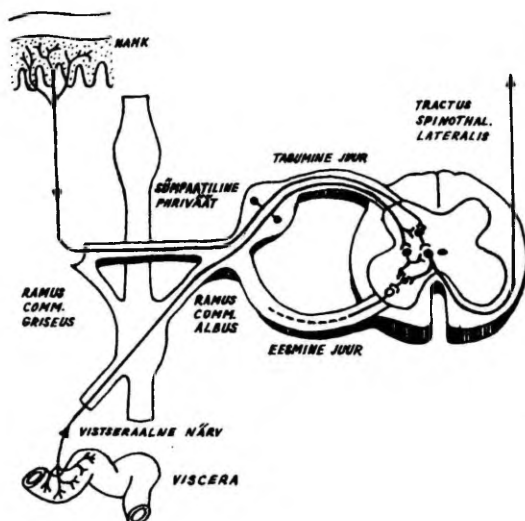
Joonis 103. Ahvi näonaha polümoodaalsete notsireseptorite reaktsioonid kuumaärritusele. A - kolme retseptori (a, b, c) impulsatsiooni sõltuvus kuumaärrituse lõpptemperatuurist vastaval retseptiivsel väljal. B - retseptor b impulsatsiooni muster kuumaärritusel erineva temperatuuriga.



Joonis 104. Projitseeritud valu tekke skeem.

mekile ja hambapul, kus valuaistingud vallanduvad kergemini, sisaldavad ainult vabu närvilõpmeid. Perifeersetes innervatsioonihäirete puhul, millega kaasnevad ainult valuaistingud, on leitud valuaistingute edastajad olevat samuti vabad närvilõpmed. Veel on leitud vabu närvilõpmeid siseelundis ja mujal kehas, kus vastavate ärrituste puhul on võimalik valuaistingute tekkimine. Selneva põhjal ei saa järeldada, et kõik vabad närvilõpmed on ainult notsi- ehk valuretseptorid. Nagu on kirjeldatud, leidub arvukalt III ja IV rühma närvikiudude retseptiivseid üksusi, mis on spetsiifiliselt tundlikud mehhaaniliste ja termiliste ärrituste suhtes ning evivad samuti ainult vabu närvilõpmeid. Vabad närvilõpmed ei kujuta seega endast ühesugust funktsionaalset retseptoripopulatsiooni ning histoloogiline diferentseerimatus ei tähenda funktsionaalse spetsiifilisuse puudumist. Viimane on nähtavasti seotud molekulaarsete struktuuride diferentseerimisega, mis ei tule ilmsiks valgus- ja elektronmikroskoopilistes uuringutes.

Aferentsed valukiud. Naha pindmise valu puhul on nn. esimese valu retseptorid varustatud III rühma närvikiududega ja nn. teise valu retseptorid IV rühma närvikiududega. Kuna viimased juhitavad erutust aeglasemalt kui esimesed, siis on mõlema valuaistingu latentsperioodi erinevused tingitud osavõtvate närvikiudude erinevast erutusjuhtivusest. Inimesel viitavad esimest ja teist valu vallandavate impulsside kulgemisele vastavalt mööda III ja IV rühma närvikiude järgmised tähelepanekud. 1) Kui tekitada mehhaanilise rõhuga ühe närvi blokaad, siis langevad kõipepealt välja jämedad kiud. Nii kaua kui on blokeeritud ainult II rühma kiud, säilivad pindmise valu mõlemad kvaliteedid. Niipea kui blokeeritakse aga III rühma kiud, kaob ka esimene valu ja esineb ainult teine valu. 2) Närvi blokaadi puhul lokaalanesteetikumidega (näiteks novokainiga), mille suhtes IV rühma kiud on tundlikumad kui III rühma kiud, võib täheldada ümberpööratud fenomeni (teine valu kaob esimesena). 3) Vabastatud närvi elektriline ärritus põhjustab III rühma kiudude ärrituse tõttu ereda ja hästi lokaliseeritud valuaistingu. Kui blokeerida müeliniseeritud närvikiud ja ärritada IV rühma närvikiude, siis vallandub subjektiivselt väga ebameeldiv põletav valu, mida katsealune peab väga raskesti talutavaks valuks. Ka skeletilihastes olevad notsiretseptorid varustatakse eranditult III ja IV rühma närvikiudude poolt. Siseelundite aferent-



Joonis 105. Ülekantud valu refleksiikaar. Siseelundite valuaferendid on sünaptilises ühenduses tractus spinothalamicus lateralis'e sama neuroniga, mis on kontaktseoses ka naha valuaferentidega.

sed kiud kuuluvad eranditult IV närvikiudude rühma.

Projitseeritud valu. Küünarnuki tugeval mehhaanilisel ärritusel (tõuge või löök vastu mingi eseme teravat serva) tekivad n. ulnaris'e innervatsiooni piirkonnas ebamääraselt kirjeldatavad aistingud (kibelemine, „suremine“ jne.). Küünarnuki piirkonna aferentsetes kiududes vallandatud aktiivsus projitseeritakse kesknärvisüsteemi vastavatesse piirkondadesse, kus see formeerub aistingutena meie teadvuses. Projitseeritud aistinguid võime kohata kõigi sensoorsete modaalsuste puhul. Sageli esinevad projitseeritud valud selgroolülidevaheliste ketaste kahjustuse korral, mis põhjustab lülisamba kanalisse saabuvate spinaalnärvide kompressiooni. Tsentripetaalsed impulsid põhjustavad aistingute tekke piirkonnas, kuhu ärritatud spinaalnärvi kaudu saabunud aferentsed impulsid on projitseeritud (joon. 104). Selle kõrval võib esineda ka lokaalne valu. Projitseeritud valu puhul ei ole kahjustuse toime koht identne valuaistingu kohaga.

Ülekantud valu. Siseelundite notsitseptiivsed ärritused ei piirdu sageli mitte ainult siseelunditega, vaid levivad ka kaugematesse pindmistesse struktuuridesse. Valu sellist avaldumisevormi nimetatakse ülekantud valuks. Ülekanne toimub alati piirkonda, mille innervatsioon pärineb samast siseelundeid innerveerivast seljaaju segmendist, s.o. vastava dermatoomi pinnale (joon. 105). Tuntud näitena võiks tuua südames esinevate valude kiirgumise vasakusse õlga ja õlavarre siseküljele. Niisugune valu ülekandumine siseelundiga ühenduses olevale dermatoomile on oluline diagnoosi seisukohalt. Ülekantud valu teke põhineb nähtavasti sellel, et naha ja siseelundite valuaferendid on tractus spinothalamicus'e kaudu osalt seotud ühtede ja samade neuronitega. Sageli esineb vastava dermatoomi hüperpaatia. See tekib seetõttu, et interneuroni erutuvus vistseraalsete impulside tagajärjel kõrgeneb, mistõttu notsitseptiivne nahaärritus põhjustab tugeva tsentraalse aktivatsiooni.

Teised vastastikused mõjustused somaatilise ja vegetatiivse närvisüsteemi vahel. Peale ülekantud valu esineb veel teisi somaatilise ja vegetatiivse närvisüsteemi vahelise vastastikuse mõjustamise viise. Näitena võib tuua terapeutilist soojuse aplikatsiooni nahale mõningate siseelundite haigestumise puhul. Soojus ei mõju siin muidugi otse siseelundile, kuna ringlev veri takistab lokaalse soojenduse mõju sügavuti, vaid reflektoor-

selt naha soojaretseptorite kaudu. Vistseraalsete valuretseptorite ärritus põhjustab sageli lihasetoonuse märgatava tõusu, ekstreemsetel juhtudel isegi reflektorse püsikontraktsiooni (lihasepinge). Polüsünaptiliste refleksiteede kaudu eierutamine ainult ühe segmenti motoneuronid, vaid ka teiste funktsionaalselt ühtekuuluvate lihaste motoneuronid. Näiteks kõhuõõnehaiguste puhul on kõhuseina lihased tugevasti pingestatud (défense musculaire). Samal ajal lamavad haiged kõverdunud põlvedega, kuna jala painutajalihasete erutamine toimub samade aferentsete impulsside poolt. Tugev ja kauakestev lihasetoonuse kõrgenemine põhjustab lihaste valu ja ülitundlikkust. Taoline valu ei esine mitte ainult orgaaniliste kahjustuste puhul, vaid ka psüühiliste koormuste korral. Tüüpiline on peavaludega kaasnev kaela- ja kuklamuskulatuuri valulik pinge, mis pärast psüühilise stressisituatsiooni kõrvaldamist või vastavat psüühoterapeutilist võtet kaob. Lihasevalu tekke üheks põhjuseks võib olla lihaste verevarustuse vähenemine nende kõrgenenud toonuse tõttu.

Sügelemine. Sügelemine võib olla valuaistingu üks erivorm, mis tekib teatud ärritusseisundis. Sügelemist vallandavad ärritused võivad tugevnedes esile kutsuda valuaistingu. Valu juhteteede blokeerimine seljaaju eesmisel väädis põhjustab sügelemise lakkamise. Rõhu- ja puuteimpulsside juhtimise häired (seljaaju tagumise väädi kaudu) sügelemisaistinguid ei mõjusta. Ka on näidatud, et nahk on sügelemistundlik ainult punktides, mis korrespondeeruvad valupunktidega. Samuti pole välistatud võimalus, et sügelemine on valu retseptatsioonist sõltumata aisting, mis vallandub vastavate retseptorite kaudu. Näiteks sügelemisaistingut on võimalik esile kutsuda ainult epidermise pindmistest kihtidest, kuid valu lähtub ka naha sügavamatest kihtidest. Ka on võimalik saavutada vastava tehnika abil sügelemisärrituse kõik astmed ilma valuta ja vastupidi. Sügelemisaistingu tekkeks näib vajalik olevat mingi keemiline aine, näiteks histamiini vabanemine. Nahasisese süstitud histamiini põhjustab väga tugeva sügelemise. Ka nahakahjustuste puhul, millega kaasneb sügelemine, on kindlaks tehtud histamiini esinemine kahjustatud nahapiirkonnas.

Hüperalgeesia, hüpalgeesia, analgeesia. Mõni tund pärast naha kahjustumist ultraviolettkiirtega (päikesepõletus) või teiste kahjustavate teguritega (kuumus, külm, röntgenikiiritus, mar-

rastus jne.) muutub nahk punaseks (vasodilatatsioon) ja väga tundlikuks mehhaaniliste ärrituste suhtes. Niisugust ülitundlikkust nimetatakse hüperalgeesiaks. Seejuures on valulävi määrgatavalt langenud, mistõttu tavalised valutud ärritused (riiete puutumine ja hõõrdumine) võivad vallandada ebameeldivaid valuaistinguid. Hüperalgeesia ja vasodilatatsioon võivad sõltuvalt kahjustuse iseloomust kesta päevi. Valuläve kõrgenemine ehk hüpalgeesia, samuti nagu valutundlikkuse puudumine ehk analgeesia, esineb enamasti ainult üheskoos naha teiste sensoorsete modaalsuste häirete või väljalangemisega. Näiteks nahahävi katkemine põhjustab tema innervatsioonipiirkonnas analgeesia koos teiste sensoorsete modaalsuste puudumisega (rõhk, puutumine, termoretseptsioon).

Valu „tõõtluse“ häired. Patoloogilised protsessid valuretseptsioonist osavõtvates struktuurides ei põhjusta niivõrd valu ärajääma nähte kuivõrd valuaistingu muutusi, sest normaalne valuelamus on võimalik ainult kortikaalsete ja subkortikaalsete keskuste samaaegse häirimata koostöö korral. Näiteks tekivad taalamuse ventraalsete tundetuumade haigestumisel eriti ebameeldivad piinavad valuaistingud, mis viitab ülitundlikkusele valu suhtes. Peale selle tunnevad patsiendid tugevaid spontaanseid valusid keha vastaspoolel (nn. taalamusevalu). Ka valu afektiivne komponent võib tsentraalsete kahjustuste puhul muutuda. Näiteks otsmikuaaju kahjustuse puhul ei tunne inimene valu senikaua, kuni ta tähelepanu on muuga hõivatud.

Peab ka märkima, et otstarbekohane käitumine ja emotsionaalselt adekvaatsed reaktsioonid valuärritustele ei ole kaasasündinud, vaid kujunevad ontogeneetilise arengu varasemates staadiumides. Jäävad varases eas saadud kogemused ära, on neid raske hiljem omandada. Toodud seisukohta kinnitavad loomkatsed, kus koerakutsikaid säästeti kaheksa esimese elukuu vältel kõigi kahjulike ärrituste eest. Need koerad ei olnud võimalised reageerima otstarbekohaselt valuärritustele ning õppisid seda tegema väga aeglaselt ja ebatäiuslikult.

Valuteraapia. Somaatiliselt on võimalik võitluses valuga kasutada füüsikalisi, farmakoloogilisi ja neurokirurgilisi võtteid. Kuna valu on kahjustuse tunnuseks, siis tema kõrvaldamine on oluline kiire tervenemise tagamiseks. Ka ravimatute seisundite puhul on valu kõrvaldamine või vaigistamine tähtis. Valuteraapia füüsikalistest vahenditest tulevad arvesse: rahu-

seisund, külmad või soojad mähised (kompRESSid), ultraheliravi, diatermia, massaaž, ravivõimlemine jt. Farmakoloogilistel vahenditel on palju valikulisi ründepunkte. Nii on võimalik valu teket ja levikut takistada perifeerselt (lokaalanesteesia), edasi võib blokeerida ülenevad juhteteed (näiteks lumbaalanesteesia) ning pärssida valuaistingute tekkest osavõtvate tsentraalsete neuronite erutuvust (alates tsentraalsetest valuvaigistitest kuni narkoosini).

Neurokirurgilisi võtteid on kasutatud krooniliste valusündroomide puhul, kuid oma arvukate ebasoovitavate kõrvalmõjude tõttu pole nad laialdast rakendamist leidnud.

Võitluses kroonilise valuga on hakatud rakendama spinaalseid inhibitoorseid interaktsioone. Sel juhul implanteeritakse vastavatesse juhteteedesse ärrituselektroodid, mille abil nad aktiveeritakse. Antud meetodiga on saadud valu leevendamisel küllaltki rahuldavaid tulemusi.

Üks valu mõjustamise võtteid on ka akupunktuur (acus - nõel, pungere - torkama), mille toimemehhanismi kohta teatakse suhteliselt vähe. Vana-Hiina arusaamade järgi (ulatuvad kuni 4000 aastat tagasi) asuvad akupunktuuri ca 750 tähtsamat punkti kehapinna kaheteistkümnel pikkijoonel, mida nimetatakse meridiaanideks. Nõelte torkamise kõrval nendesse punktidesse kasutatakse veel sooja- ja elektriärritust. See valupidurduse efekt põhineb teiste retseptorisüsteemide aktivatsioonil, mis valuaferentide tsentraalse toime pidurdavad. Seega kujutab akupunktuur endast refleksteraapia võtet. Üldiselt on akupunktuuril maailmas, välja arvatud Hiinas, olnud siiani vähe menu. Viimasel ajal on akupunktuuri ehk nõelravi hakatud rakendama ka Eesti NSV-s, mis võimaldab ehk lähemas tulevikus saada mõningaid täiendavaid andmeid selle ravimenetluse olemuse kohta.

SISUKORD

RETSEPTSIOONI ÜLDISED ALUSED	3
ANALÜSAATORITE ERIFÜSIOLOOGIA	16
NÄGEMISANALÜSAATOR	16
KUULMISANALÜSAATOR	46
TASAKAALUANALÜSAATOR	56
MAITSMIS- JA HAISTMISANALÜSAATOR	64
SOMATOVISTSERAAalne TUNDLIkkUS	72
MEEHANORETSEPTSIOON	72
SÜVATUNDLIkkUS	80
TERMORETSEPTSIOON	85
SOMAATILINE JA VISTSERAAalne VALU	91

УЧЕБНЫЕ ТАБЛИЦЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ I: РЕЦЕПЦИЯ.
Иллюстрации к курсу лекции.
Составитель Эльмар В а с а р.
На эстонском языке.
Тартуский государственный университет.
ЭССР, 202 400, г.Тарту, ул. Кликкоэли, 18.
Vastutav toimetaja E. Hansson.
Paljundamisele antud 04.11.1980.
Formaat 30x42/4.
Kirjutuspaber.
Masinakiri. Rotaprint.
Tingtrükipoognaid 6,05.
Arvestuspoognaid 5,15. Trükipoognaid 6,5.
Trükiarv 1500.
Tell. nr. 1194.
Hind 15 kop.
TRÜ trükikoda, ENSV.
202400 Tartu, Pälsoni t. 14.

15 kop.